VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА БИОЦЕНОЗОВ РЕЧНЫХ ДОЛИН

А. А. МАКСИМОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR SIBERIAN BRANCH
BIOLOGICAL INSTITUTE

A. A. MAXIMOV

THE STRUCTURE AND DYNAMICS OF THE BIOCENOSIS OF RIVER VALLEYS

Responsible editor
A. A. Peredelskiy Dr. of Biology



PUBLISHING HOUSE «NAUKA» SIBERIAN BRANCH
NOVOSIBIRSK 1974

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

А. А. МАКСИМОВ

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА БИОЦЕНОЗОВ РЕЧНЫХ ДОЛИН

Ответственный редактор
д-р биол. наук *А. А. Передельский*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» · СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НОВОСИБИРСК · 1974

УДК 591.553+591.526+551.436+551.482.2

В работе обсуждаются биологические аспекты исследования речных долин. Рассматривается положение речных долин в системе зональных типов ландшафтов, значение пойм как арены видообразования, пути адаптивной эволюции пойменных обитателей в связи с влиянием половодий, биологическая продуктивность и разногодичная динамика населения пойменных биоценозов, биогеографические и медицинские проблемы долиноведения.

Разработка теоретических основ пойменной биологии необходима для решения многих прикладных задач, связанных с всесторонним и рациональным освоением природных ресурсов речных долин.

Книга предназначается для широкого круга научных работников, главным образом биологов и географов, интересующихся исследованием речных долин и их хозяйственным использованием.

М $\frac{2106-1505}{046(01)-74}$ 962-73

© Издательство «Наука», 1974.

Дорогому учителю Александру Николаевичу Формозову посвящаю эту книгу

ПРЕДИСЛОВИЕ

Своеобразное положение речных долин, пересекающих разные ландшафтно-географические зоны, зачастую создает трудности при зонально-широтном анализе и характеристике ценозов и при биогеографическом районировании территории. Соотношение между речными долинами и зональными (широтными) типами ландшафтов является, несомненно, одним из кардинальных вопросов в биологической теории речных долин.

Эта тема при привлечении к ее рассмотрению разнообразных биологических данных обсуждается в книге в основном с позиций эколога-зоолога. Речь идет главным образом о структуре населения пойменных ценозов и оценке их положения в системе зональных типов ландшафтов.

Помимо этого вопроса, но в тесной связи с ним, в книге обсуждаются и некоторые другие общебиологические и экологические темы.

Специальный интерес представляют экологические аспекты поймоведения — разногодичная изменчивость населения долинных биоценозов, их биологическая насыщенность и продуктивность, анализ условий существования в поймах животных и растительных организмов, включая биоценозы природноочаговых инфекций.

Речные долины привлекали внимание биологов как пути миграций и проникновения многих форм в несвойственные им районы. Исторический анализ относящихся сюда материалов затронул обширный круг исследований как геоботаников, так и зоологов. В этом биогеографическом разделе книги рассматриваются и некоторые другие аспекты данной проблемы: речные долины как преграды при расселении организмов, роль долинных биоценозов в формировании фауны междуречий и др.

Большое внимание во всех разделах книги уделяется половодьям и паводкам, которые оказывают огромное и всестороннее влияние на пойменные биоценозы. Обзор адаптаций и форм переживания организмами неблагоприятного гидрологического фактора содержится в главе, посвященной эволюции пойменных обитателей.

Задача книги состоит также и в том, чтобы дать биологический очерк речных долин в доказательство своеобразия этого типа ландшафта, не укладывающегося в обычные рамки и критерии зонально-широтных характеристик.

Часть направлений биологического изучения пойм остается вовсе не освещенной в этой книге и представляет специальный интерес. Так, весьма значительная литература посвящена преобразованиям ценозов речных долин под влиянием строительства водо-

хранилищ и гидростанций. Многие работы ставят своей целью зафиксировать состояние таких долин, справедливо относя их к категории «уходящего ландшафта».

Эта книга была написана в значительной степени под впечатлением работы автора в Западной Сибири, маршрутные и стационарные экологические исследования в которой охватили и пойму Оби. Беря начало в горном Алтае, Обь — эта великая река нашей планеты, на протяжении 3700 км последовательно пересекает степную, лесостепную, различные подзоны лесной зоны и впадает в Обскую губу на севере в пределах лесотундровой и тундровой зон. Такая огромная протяженность долины, разнообразие ее природы, наличие в Обской долине обширной поймы, достигающей, например, в нижнем течении ширины 60 км, делает долинные биоценозы этой реки очень благоприятным объектом для всякого рода сравнительных исследований, поэтому вполне закономерен рост внимания к ней со стороны биологов, особенно в последние годы.

Пойма Оби весьма неоднородна в биологическом отношении и в целях рационального хозяйственного освоения давно нуждается во всестороннем биологическом изучении и районировании.

В конце книги приводится библиография работ по речным долинам, которая включает лишь литературу и главным образом отечественную, непосредственно здесь использованную и цитированную. Литература по речным долинам исключительно обширна и в связи с важностью проблемы нуждается, несомненно, в специальной публикации.

Доктор биол. наук А. А. Передельский взял на себя труд просмотреть всю рукопись и сделал по ней много ценных замечаний, учтенных автором. С некоторыми главами рукописи ознакомились и высказали полезные советы д-р с.-х. наук Р. В. Ковалев, д-р биол. наук Б. Ф. Белышев, канд. биол. наук Е. Ф. Пеньковская, канд. геол.-минер. наук Б. В. Мизеров. Автор воспользовался рекомендациями д-ра биол. наук Н. И. Калабухова и д-ра биол. наук А. И. Янушевича в отношении расположения материалов в книге, названий отдельных глав и работы в целом. Кандидат биол. наук Д. В. Терновский и А. П. Жданов составили схематические карты распространения в бассейне Оби выдры и бобра, а канд. биол. наук В. И. Телегин передал для публикации оригинальную схематическую карту северной границы ареала бурундука в Западной Сибири.

Большую помощь при работе с библиографией русской и иностранной литературы по речным поймам оказали М. Г. Черанева и В. А. Герман.

Графические рисунки и диаграммы выполнены Е. П. Мерзляковой. Особенно большую и повседневную помощь при работе с рукописью оказала Г. С. Киселева. Всем этим лицам автор приносит большую благодарность.

ГЛАВА ПЕРВАЯ

НАРОДНОХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗУЧЕННОСТЬ РЕЧНЫХ ДОЛИН

Наши далекие предки под свое жилье и хозяйство осваивали прежде всего берега и долины рек. Археологические данные и карты говорят о том, что все палеолитические стоянки в пределах Восточной Европы и Сибири были приурочены к речным долинам. Здесь, у возвышенного берега долины или устья древнего глубокого оврага, под защитой склона от холодных северных ветров и непогоды, чаще всего и располагались охотничьи становища (Ефименко, 1938). Все было в этих местах для жизни человека: вода, дрова, убежища для жилья, обилие рыбы и зверя.

По путям палеолитического человека проникали в новые районы и устраивали здесь свои жилища первопроходцы начальных и средних веков нашей эры. Подтверждением этого служит большое количество курганов и городищ вдоль всех основных рек. На одних и тех же местах из поколения в поколение в течение многих веков напластовывались очаги обитания людей.

Даже в наших южных открытых степях, где, казалось бы, вся местность пригодна для передвижения и жизни, речные долины притягивали основные потоки переселенцев. Этот преимущественный путь заселения южных степей по Дону и его притокам хорошо прослежен Н. А. Северцовым (1855, цит. изд. 1950 г.). Как результат концентрации здесь мигрирующего населения автор отмечает малочисленность в долине Дона животных и истребление прилегающих лесов. Что же касается собственно степей, то еще в середине прошлого века фауна сохраняла здесь свой первобытный характер.

Особенно ярко обнаруживается зависимость миграционных потоков наших предков от речных долин на южных и северных окраинах страны. Если в центральной части, в лесостепи и степи, речные долины были лишь первичными путями внедрения человека, а затем он широко и интенсивно заселял и междуречья, то на юге и на севере долины рек на долгие века так и остаются основными местами сосредоточения населения.

Во многих районах, особенно в полупустыне и пустыне, а также в горной местности древняя колонизация была приурочена и связана почти исключительно с речными долинами; последние и сейчас

являются очагами земледелия и сельского хозяйства и по-прежнему остаются оазисами хозяйственной и культурной жизни местного населения. Долины и дельты Сырдарьи и Амударьи и многих других рек Средней Азии, Ближнего Востока, Индии, Африки являются древнейшими центрами многих цивилизаций и колыбелью земледелия и особенно поэтому привлекают к себе внимание археологов, антропологов и этнографов.

Сказанное о путях миграционных потоков населения в равной степени относится к северным лесным и тундровым районам нашей страны. В литературе выделяется даже специальный «северный долинный тип заселения» территории (Семенов-Тян-Шанский, 1910).

Леса в древности занимали огромные территории, были бескрайними и дремучими, служили непреодолимой преградой для человека и выдвигали именно речной путь на первое место в передвижениях населения. Путь «от варягов в греки» шел по рекам. По данным изучения писцовых книг, в Московском уезде в XVI в. 70% сел, 60% селец и 41% деревень располагались по берегам рек (Сташевский, 1907).

Сохранившаяся во многих районах преимущественная концентрация населенных пунктов вдоль рек с наиболее интенсивным хозяйственным и земледельческим освоением приречных районов служит наглядным примером важной роли долин в первичном расселении и оседании народов. Об этом говорит и большое количество ландшафтных названий населенных пунктов и особенно старинных русских городов, которые восходят к именам рек, подтверждая тем самым, что именно реки исстари служили проводниками людей (Горбачевич, 1965).

Проникая по рекам в необжитые, дикие места, устраивая поселки на крутом коренном откосе, поселенцы в первую очередь осваивали для своих хозяйственных нужд обширные безлесные пространства пойм с их плодородными заливными лугами. Материковые берега из-за обилия леса и болот были, по крайней мере в первый период заселения, труднодоступными или вовсе непригодными для ведения сельского хозяйства.

Нередко и поселения располагались в самой пойме, где выбирались для этой цели высокие незаливаемые бугры-останцы коренного берега и высокие гривы. В Западной Сибири, в Приобье, имеются свидетельства местных жителей, что когда их прадеды — выселенцы из России, заселяли пойму Оби, то в этих местах на гривах заливных лугов уже жили сибирские народности — остяки и ханты, занимавшиеся рыбной ловлей и охотой.

В пойме Оби, на стационаре наших работ (под г. Колпашевом, Томской области) сохранились старые и сильно размытые полыми водами бугры с площадками для юрт, которые называются местными жителями «остяцкими буграми».

Находки на гривах непосредственно в пойме культурных слоев некоторые авторы (например, Еленевский, 1936б) связывают с иным тогда режимом половодий, который не препятствовал жизни человека.

Но может быть и другое объяснение этих фактов. Первые пришельцы селились в пойме на останцах и на высоких гривах, которые в более позднее время были размыты водой, развеяны ветром и перекрыты аллювием. Создается впечатление, что речные поймы в связи с наличием здесь в древности останцев были в прошлые времена более пригодными для заселения, чем сейчас, когда останцев стало меньше и они изменили свою конфигурацию и высоту. О приуроченности в древности мезолитических стоянок к гривам и дюнам, большей частью развеянных в позднейшие времена, есть подтверждения в литературе (Верещагин, Громов, 1952; Кухаренко, 1962).

По речным путям шло не только заселение территории и ее хозяйственное освоение, но и племенное, а впоследствии и государственное объединение, а также распространялось торговое движение, возникали города, закреплялась власть, а вместе с тем и первые зачатки развития более культурного хозяйства (Лященко, 1939).

Этот процесс связи сельскохозяйственной культуры с речными долинами хорошо прослеживается от первичных заимок и пожней по берегам рек, среди бескрайних просторов тайги, которые характеризуют первый этап освоения, до приречных территорий, полностью освоенных под земледелие и промышленность*.

На картах распространения земледелия на севере видно, как от основной линии северных пределов земледелия к полярному кругу отходят авангарды-аванпосты земледелия вдоль долин рек и берегов озер (Макаров, 1926).

Продолжая рассказ о речных долинах, надо сказать, что хозяйственный и исследовательский интерес обращен главным образом к разработанным участкам речных долин — именно к поймам**. В общей площади поверхности земли они составляют около 3% (Еленевский, 1936а***), а от общей площади лугов — пойменные луга занимают около 30%. Наибольший удельный вес среди лугов пойменные луга имеют в полупустыне и пустыне (35%), наименьший — в горных районах (11%). Что касается лесостепной и степной зон, то здесь пойменные луга занимают 31, а в лесной зоне — 22—23% (Цаценкин, 1940; Работнов, 1950). Несмотря на незначительную площадь, народнохозяйственное значение речных пойм огромно. И основная причина этого — высокое плодородие пойменных почв. Р. А. Еленевский (1936а) называет речные поймы грандиозной при-

---

* В книге, посвященной влиянию сельскохозяйственного преобразования ландшафта на эволюционное формирование экологии вредных грызунов (Максимов, 1964), имеются фотографии, иллюстрирующие этот последовательный процесс освоения тайги.

** Пойма — разработанная и заливаемая часть речной долины. Русло реки рассматривается нами как элемент поймы. Водный поток русла формирует пойму и обеспечивает ее ежегодно полыми водами.

*** По Д. Г. Виленскому (1957), пойменно-луговые почвы в СССР занимают 423 тыс. км^2, что составляет 1,9% площади СССР. По данным сборника «Сенокосы и пастбища» (1969), по земельному учету 1965 г., заливных сенокосных лугов числится 9,5 млн. га, а пойменные почвы занимают в СССР, по материалам 1957 г., 56,5 млн. га.

родной копилкой, в которой накапливались в течение многих веков большие потенциальные богатства.

Велико значение пойменных угодий прежде всего для *животноводства*. На пойменных лугах накашивается 50% сена, заготавливаемого в СССР (Сенокосы и пастбища, 1969). Пойменные луга особенно ценятся качеством и обилием луговых трав. В центральной полосе европейской части СССР, где под сенокосные луга используются также значительные площади плакоров, пойменные луга оцениваются особенно высоко. Самые лучшие и самые питательные травы, такие как тимофеевка, розовый клевер, мятлик и другие, сосредоточены в центральной полосе России именно в пойме.

Причина этого плодородия — почти ежегодные разливы, при которых на пойменных лугах откладывается большое количество плодородного наилка. Так, в пойме Яхромы откладывается до 300 ц, в пойме р. Сестры — более 1000, а в поймах рек Москвы и Оки — свыше 1000 ц наилка на 1 га. Толщина наносов бывает от 1—2 до 25—30 см и более (Сенокосы и пастбища, 1969).

Пойменные луга обеспечивают развитие лучших и наиболее продуктивных пород скота (Карасев и др., 1941). В литературе имеются указания, что именно в поймах русских рек сформировались гнезда знаменитых высокопродуктивных пород крупного рогатого скота: холмогорская на Северной Двине; костромская, ярославская, юринская, бестужевская на Волге; красно-горбатовская на Оке; истобенская на Вятке (Шубин, 1967). Пойменные луга и в засушливые годы дают нормальные урожаи трав, обеспечивая кормами животноводство.

На обширных пространствах страны, например в таежной зоне, заливные пойменные луга являются почти единственным кормовым источником и основной базой мясного и молочного животноводства. Это касается северной лесной зоны, а также лесотундры, и тундры, где вне речной долины естественных лугов вовсе нет (Шенников, 1941; Берг, 1947). Почвенные условия для лугов вне поймы здесь неблагоприятны и именно поэтому в поймах сосредоточены все сенокосные угодья и тучные летние пастбища, от состояния которых зависит благополучие молочного и мясного хозяйства обширного края.

Нигде в мире нет такого сосредоточения лугов, как в пойме Оби. Общая площадь лугов Оби и Иртыша только в пределах Ханты-Мансийского и Ямало-Ненецкого округов, по данным Р. А. Дыдиной (1958), около 2,0 млн. га с сеносбором в 4 млн. т в год. Такого количества сена достаточно для содержания 600 тыс. голов крупного рогатого скота (см. также: Барышников, 1933; Тарасенко, 1935).

При рассмотрении вопроса о сельскохозяйственном значении речных пойм нельзя не учитывать, что вдоль многих рек существуют и древние пойменные террасы, уже вышедшие из-под влияния разливов. К ним во многих районах страны бывают приурочены огромные массивы используемых плодородных земель, что тоже важно в оценке хозяйственных достоинств речных долин. Широко исполь-

зуются под фруктовые сады, бахчи, виноградники и пасеки также и склоны речных долин особенно южной экспозиции.

Поймы рек представляют собой неисчерпаемый резерв для выращивания *высоких урожаев огородных культур*: капусты, свеклы, картофеля, моркови и других овощей. В пойме р. Яхромы (Московская обл.), по сообщениям периодической печати, с одного гектара собирается в среднем до 800—850 ц моркови, 570 ц ранней капусты, 360—430 ц картофеля. Торфянистые почвы этой поймы содержат так много органического вещества, азота и фосфора, что могут приносить высокие урожаи овощей без внесения под посевы навоза, суперфосфата, азота и без известкования.

Совхозы им. Тельмана в пойме р. Москвы и «Заокский» в пойме Оки получали до 500—600 ц зеленой массы кукурузы и до 300—400 ц сахарной свеклы с 1 га, возделывая их на повышенных местах поймы (Сенокосы и пастбища, 1969).

Велико хозяйственное значение заливных угодий на юге, где к ним приурочены посевы риса, кукурузы и других ценнейших сельскохозяйственных культур. К. И. Фаткин (1952) пишет, что в плавневых участках днестровской поймы в засушливый 1946 г. была исключительная устойчивость урожаев в пределах современной аллювиальной террасы.

Показательны также данные о высоких урожаях в низовьях Дона, в условиях жестокой засухи 1954 г. Кукуруза июньского посева достигла высоты трех метров, дала зеленой массы 500—600 и зрелых початков 70—80 ц/га. Суданская трава дала три укоса высококачественного сена — 90—140 ц/га. В колхозе «Красный партизан» с заливного участка площадью 37 га было намолочено проса 800 ц, а с 70 га посева в степи только 30 ц. Плоды кормовых арбузов в пойме достигали веса 30—35 кг. Картофеля накапывали по 250 — 300 ц/га (Шубин, 1967).

Опыт освоения поймы под посевы зерновых и овощных культур имеется и в Сибири. Довольно широко используются под зерновые поймы рек в южнотаежном Прииртышье. Как показывает производственный опыт, это оправдывает себя даже при гибели посевов в отдельные годы от повторных разливов. Под посевы используются здесь лишь участки высокой поймы с лучшими аллювиально-дерновыми почвами. Подобные участки высокого уровня, заливаемые не чаще одного раза в 10 лет, при условии медленного течения полых вод, как отмечает Н. Ф. Тюменцев (1963), могут быть использованы под посевы зерновых, льна, картофеля и овощей и в пойме Оби. Опыт колхоза им. Ленина Парабельского района Томской области показывает, что на этих землях можно получать урожаи яровой пшеницы до 25 ц/га с полным вызреванием зерна.

Сельскохозяйственная освоенность пойменных земель остается еще крайне недостаточной. Так, в 50-х годах общая площадь освоенных пойменных земель в РСФСР не превышала 140 тыс. га.

При огромном и разнообразном богатстве речных пойм их всестороннему и интенсивному хозяйственному использованию и освоению препятствуют циклически повторяющиеся здесь половодья

и паводки*. Весенние и летние полые и паводковые воды наносят огромные и непоправимые разрушения постройкам, смывают пахотные почвы, затрудняют содержание скота, отодвигают сроки хозяйственного освоения лугов, нередко и вовсе исключают их использование. Эти трудности в использовании богатств речных пойм всегда выдвигали в качестве важнейшей задачи разработку мер по их хозяйственной реконструкции.

Планам и результатам освоения пойменных угодий под земледелие и огородничество посвящено большое количество статей в периодической печати. В постановлениях пленумов ЦК КПСС и Советского правительства неоднократно подчеркивалась важность сельскохозяйственного освоения больших площадей в поймах рек, необходимость проведения здесь мелиоративных работ по осушению земель, обваловыванию, уничтожению кустарников и др. Такие работы уже проводятся в поймах Волги, Оки и других рек. Наряду с этим известны и факты порчи и даже гибели ценных в хозяйственном отношении пойменных участков. В литературе указывалось на необходимость учитывать и тщательно подсчитывать все экономические показатели при проектировании гидроэлектростанций, чтобы исключить затопление ценных пойменных лугов, лесов, основных участков поселений и развитого животноводства (Верещагин, 1964).

Пойменные водоемы издавна используются для р ы б о л о в с т в а. На многих реках именно пойменные озера дают основной промысловый улов рыбы. Рыбохозяйственное значение речных пойм определяется высоким плодородием заливных почв и высокой продуктивностью водоемов.

В Западной Сибири исключительно важную роль в рыбном хозяйстве как нерестово-нагульная площадь многих рыб и акватория наиболее интенсивного рыболовства играет пойма Средней Оби. Здесь сконцентрировано в весовом отношении более 99% всех организмов, которыми питается рыба, в то время как в русле — менее 1%. На заливных лугах в половодье размножаются и развиваются все частиковые рыбы с весенне-летним нерестом: щука, язь, чебак, елец и др. (Гундризер, 1963; Петкевич, 1957).

В 1947 г. рыбопродуктивность водоемов поймы Оби в пределах Томской области составила 53,3 кг/га; речных вод Оби и ее притоков — 17,8—18, а таежных (материковых) озер — лишь 4,9 кг/га. По данным Сибирского отделения ВНИОРХа, в 1938 г. в б. Нарымском округе вылов рыбы на Оби составил 17,6 и на пойме—54,9 кг/га. Облов пойменных водоемов, по существу, решает успех рыбодобычи на Средней Оби (Иоганзен и др., 1958).

Такое же положение с промыслом рыбы существует и в настоящее время. В долине среднего течения Оби (от г. Колпашево до устья Иртыша), по данным Б. Г. Иоганзена, добывается сейчас 160—170 тыс. ц рыбы в год, причем на пойму Оби приходится 40—

* Гидрологи различают «половодье»—повышение уровня воды в русле и пойме в результате снеготаяния и «паводок» — повышение уровня в результате обильных дождей, ветровых нагонов воды с моря, спуска воды из водохранилищ и др.

45%, на собственно Обь — 25, притоки Оби дают около 20, а таежные озера и речки — лишь 10%. В уловах доминирует щука (25—30%), плотва и елец (25—50), язь (10%).

Речные поймы имеют большое охотничье-промысловое значение. В поймах рек, особенно в дельтах и плавнях, концентрируется масса водоплавающей дичи, к поймам многих южных реках приурочены места основных зимовок утиных.

Речные долины — единственное место промысла таких ценных пушных видов, как выдра, норка, выхухоль и бобр. Во многих районах страны поймы дают основной товарный выход шкурок ондатры. Именно с речными долинами связана и успешная акклиматизация в нашей стране американской норки.

По расчетам И. П. Лаптева (1963), 91,6% охотничье-промысловых видов птиц и 32,8% промысловых видов млекопитающих Западной Сибири тесно связаны в своей биологии с речной долиной. Из 14 видов важнейших охотничье-промысловых млекопитающих Западной Сибири (крот сибирский, соболь, колонок, горностай, песец, лисица, косуля, лось, северный олень, белка, хомяк обыкновенный, водяная крыса, ондатра, заяц-беляк) 8 видов добываются преимущественно в пойме.

Экономика промысловых охотников в значительной мере, пишет И. П. Лаптев, определяется продуктивностью пойменных угодий, особенно в таежной и лесотундровой зонах. Среди особенностей поймы автор отмечает ее доступность для промысла, разнообразие и обилие кормов для промысловых животных, ремизность угодий.

Говоря о биогеоморфологии, исследующей влияние основных форм рельефа на растительный и животный мир, Ф. Н. Мильков (1953) пишет, что долины рек с их сложным рельефом и весенним половодьем представляют в биогеоморфологическом отношении исключительный интерес.

Речные долины с их открытыми береговыми обнажениями, вскрывающими историю подстилающих пород, а также речной аллювий пойменных террас служат постоянным местом и объектом исследования геологов и геоморфологов. Изучение аллювия имеет немаловажное практическое значение. С ним тесно связана разработка методики поисков и разведок россыпных месторождений и рыхлых строительных материалов, методики поисков и решение вопросов генезиса некоторых горючих ископаемых. В долинах в широких масштабах ведутся инженерно-геологические и гидрогеологические изыскания в связи с гидротехническими сооружениями, для целей ирригации и т. п. (Шанцер, 1951).

Результаты геологического изучения речных долин вскрыли большие перспективы их использования для нужд народного хозяйства. Оказалось, что с осадками, слагающими пойменные террасы, связаны многочисленные месторождения пресноводных мергелей и мела — ценного полезного ископаемого, используемого в сельском хозяйстве. В пределах Западно-Сибирской равнины наиболее ценные виды местных агрономических руд приурочены к древним и современным речным долинам. Тысячи озер и болот

древних и современных речных долин Западно-Сибирской низменности содержат неисчерпаемые запасы сапропеля (Мизеров, 1953; В. А. Николаев, 1968).

Детальное изучение аллювиальных отложений древних прарек и современных долин Среднего Приобья дает геоморфологам ценный материал для выявления положительных структур, перспективных на нефть и газ. В Западно-Сибирской равнине установлены факты большой унаследованности речной гидрографии на протяжении длительной геологической истории и ее большого влияния на формирование высокопроницаемых отложений, способных аккумулировать значительные запасы нефти и газа. Наблюдаемая концентрация крупнейших промышленных месторождений нефти и газа в районах развития древних палеодолин Среднего Приобья далеко не случайна и может дать интересные результаты при решении многих вопросов нефтяной геологии (В. А. Николаев, 1968).

В литературе справедливо подчеркивалось, что разработка теоретических основ «пойменной» биологии необходима для решения многих прикладных задач освоения пойм (Передельский, 1949).

Среди основных биологических дисциплин нет, пожалуй, ни одной, исследования которой не затрагивали бы специально речные долины. Говоря о громадном значении рек в нашей стране, В. Н. Беклемишев (1956) подчеркивает, что русская и советская наука сделала, может быть, больше, чем какая-либо другая для изучения природы речных долин. Характерная черта этого изучения — всесторонность.

В Советском Союзе благоприятная обстановка для изучения пойм создается из-за их обилия и разнообразия. В Западной Европе пойменных лугов очень мало и не на них основывается луговодство.

История биологического изучения пойм в СССР (см. обзор: Соболев, 1935) обычно связывается с работами Г. Доброгаева (1882) и С. Конардова (1888), детально исследовавших поймы Днепра и Волги (в районе Астрахани). Эти авторы выяснили зависимость состава древесной растительности от высоты поймы над рекой, а также отметили связь между деятельностью реки (отложений аллювия) и составом растительности. С. Конардов установил шесть ступеней поймы по высоте над меженью реки и особый состав растительности каждой ступени. Большое значение для ботаников и луговедов имела также публикация А. А. Колесова (1899). Позднейшие исследователи вслед за этими авторами всегда расчленяли луга по высотным уровням.

Изучение пойменных лугов интенсивно продолжалось в начале текущего столетия ведущими геоботаниками — В. В. Алехиным и А. П. Шенниковым.

Пойма — сложное природное явление. При обзоре вопроса о возникновении и развитии учения о ней следует сказать, что в течение долгого времени обобщению уже накопившегося фактического материала препятствовало отсутствие системы в понимании морфологической структуры поймы и ее генезиса.

Развитие учения о пойме начинается с трудов В. В. Докучаева (1878), описавшего способы образования речных долин. Этот автор придерживался озерной теории происхождения долин, а формирование устьевых удлинений рек и дельт связывал с речными наносами и повышением уровня приустьевой части побережий.

Создание первой теории поймы обычно связывается с именем В. Р. Вильямса (1919), хотя одновременно близкие взгляды на природу поймы, но на более специальных геоботанических материалах, сформулировал А. П. Шенников (1919). Были установлены три основные геоморфологические части поймы, которые соответствуют современному делению поймы на прирусловую, центральную и притеррасные части.*

Согласно взглядам В. Р. Вильямса, выделенные типы пойм различаются не только геоморфологически, но и по механическому составу слагающих их аллювиальных наносов, по их водному и питательному режимам и растительному покрову, который отражает в своем составе все специфические особенности разных частей поймы.

В. Р. Вильямс установил два морфологических типа центральной поймы: зернистую и слоистую. Им были вскрыты причинные связи между гидрологическим режимом реки, характером аллювиальной седиментации в разных зонах по профилю поймы, рельефом поймы и разными типами растительных формаций, конструирующих растительный покров поймы.

Не все высказанное В. Р. Вильямсом в отношении речных пойм было в последующем принято. Это учение, как было указано А. П. Шенниковым (1941), Е. В. Шанцером (1951), Б. М. Миркиным (1968), страдает многими недостатками и в его основе зачастую лежат неверные представления. Но это не умаляет заслуг В. Р. Вильямса в создании первого общего учения о пойме. На том уровне развития поймоведения его теория была, несомненно, новой и прогрессивной. Исследования в речных долинах в течение длительного времени велись в значительной степени под влиянием основных положений его теории.

Особенно много труда в изучение речных долин, начавшееся еще с конца прошлого века (см. также: Снятков, 1889), внесли *ботаники-луговеды*, что было связано с требованиями лугового освоения пойм и возможностью решения здесь ряда теоретических вопросов. В поймах, как пишет Б. М. Миркин (1968), геоботаники нашли идеальную модель для разработки широкого круга вопросов теории геоботаники — классификации, сукцессий и обратимой изменчивости фитоценозов.

Исследования геоботаников касаются флористического и геоботанического описания речных пойм, состава и строения луговых фитоценозов и классификации основных формаций пойменных лугов, их типологии, закономерностей формирования, сезонной и разногодичной изменчивости, экологических условий произрастания ра-

---

* Среди предшественников этой классификации частей поймы следует назвать также А. М. Дмитриева (1904).

стительности в долинах разных рек, в разных зонах, по продольному и поперечному профилям, в зависимости от высотных уровней, морфологии пойменных террас, гидрологического режима и др.

Наряду со множеством частных работ по геоботанической характеристике речных долин или их отдельных отрезков, в литературе разных лет имеется немалое число принципиально новых, этапных исследований. Необходимо остановиться на работах А. П. Шенникова (1913, 1914, 1941 и др.) — крупнейшего и очень объективного исследователя пойменных лугов. Им были разработаны принципы фитоценологической классификации пойменных лугов, учитывающие ботанические и экологические особенности растительности. Еще в работе, опубликованной в 1913 г., А. П. Шенников делает первую попытку классификации заливных лугов, деля их на луга высокого, среднего и низкого уровней.

Эта классификация экотопов поймы, в которой выделяемые экологические зоны соответствуют прирусловой, центральной и притеррасным частям, прочно вошла в луговедение и широко используется различными авторами в настоящее время при описании пойменных лугов.

А. П. Шенников много труда вложил в изучение географических закономерностей пойменной растительности, выяснил общие особенности образования и развития пойменных лугов, их сезонные и многолетние изменения, установил основные закономерности влияния зональных факторов на пойменные луга, определил фенологические фазы периода вегетации лугового сообщества, разработал метод географического изображения сезонных изменений растительного сообщества (метод фенологических спектров) (Шенникова, Бобровский, 1964).

Очень крупный вклад в изучение пойменных лугов внес В. В. Алехин (1921, 1925 и др.), во многом содействуя их интенсивному исследованию в последующие годы.

Среди этапных исследований следует назвать работы Р. А. Еленевского (1963а и др.) по луговой растительности и особенно по классификации морфологических типов пойм, которая имела большое методологическое значение и оставила глубокий след в биологическом изучении пойм.

Плодотворно и с новых позиций исследовал растительность пойм крупных сибирских рек А. Я. Бронзов (1929а). Им сформулированы закономерности влияния зональных (климатических) факторов на развитие пойменной растительности.

Речные поймы, вслед за Б. М. Миркиным (1968), можно отнести к традиционным объектам исследований геоботаников нашего столетия, а вклад в эти исследования А. П. Шенникова, В. В. Алехина, Р. А. Еленевского был очень большим.

Помимо множества работ по региональной геоботанической характеристике отдельных пойм проведены сравнительные геоботанические анализы по поймам разных рек, для которых выявлены условия формирования и развития пойменных лугов, различия

долин рек по флористическому составу и по структуре луговых ценозов, по размещению и продуктивности пойменных лугов.

В геоботанической литературе уделялось специальное внимание поймам рек как арене интенсивного видообразования (Сукачев, 1935; Фурсаев, 1937). Речные поймы — хороший объект для решения эволюционных вопросов, и нельзя не согласиться с М. В. Марковым (1955б), что только в пойме можно достаточно хорошо выяснить те закономерности, которые лежат в основе формирования новых видов и их сочетаний. Близко этого касается и литература о происхождении пойменных лугов. Вопрос о том, первичны или вторичны пойменные луга, служил предметом острой дискуссии.

Значительное число исследований луговедческого аспекта посвящено определению культурно-технического состояния и характеру использования пойменных лугов, хозяйственной оценке продуктивности отдельных луговых ассоциаций и описанию конкретных мероприятий и приемов по улучшению их травостоев (Карасев и др., 1941; Шраг, 1954; и др.). В связи с разработкой мероприятий по расширению и рациональному использованию пойменных лугов в ряде работ на основе изучения растительности конкретных пойм рассматриваются ожидаемые изменения растительного покрова при зарегулировании стока.

В речных поймах помимо изучения травянистой растительности проводятся исследования лесной и кустарниковой растительности, ее состава, типов, распространения, экологической классификации и хозяйственной оценки (Шингарева-Попова, 1935; Морозов, 1936 и др.).

Этапным, оставившим глубокий след в познании пойм, были исследования творчески очень плодотворного коллектива Государственного лугового института (А. М. Дмитриев, Р. А. Еленевский, А. Я. Бронзов и др.), а в более поздний период — Всесоюзного института кормов (Т. А. Работнов и др.).

Широкому геоботаническому изучению пойм, особенно в последний период, способствовало участие в этих работах университетских коллективов: кафедр геоботаники Казанского (М. В. Марков с сотрудниками), Башкирского (Б. М. Миркин с сотрудниками) и других университетов. По изучению растительности речных пойм Сибири плодотворные исследования провел Л. И. Номоконов.

Степень геоботанической изученности речных долин очень несходна. Одним рекам в этом отношении «повезло» больше, другим меньше. Например, очень большое внимание привлекла долина Урала, для которой только по характеристике пойменных лесов А. З. Петренко (1964) приводит 39 литературных источников.

По некоторым речным поймам накоплены обширные материалы, которые уже служили предметом общего анализа и обобщения. Укажу, например, на весьма детальную флористическую и геоботаническую изученность долины р. Оби.

В верхнем течении этой реки, от слияния Бии и Катуни и до с. Крутихи Каменского района, вела геоботанические исследования Г. Я. Бронзова (1926, 1929). В верхнем же течении у пос. Усть-Ануй и Быстрый Исток работали

В. И. Баранов, В. А. Шелудякова (1929). С более широким географическим охватом исследовала растительность Обской поймы Е. Ф. Пеньковская (1960а, 1961, 1963а—в; и др.). Участки ее работ размещались в верхнем течении реки (с. Малая Речка в Барнаульской пойме, с. Обское в Каменской пойме, с. Колывань в Колыванской пойме), где детально-маршрутные или стационарные (Колывань) исследования проводились в 1955, 1956, 1958 и 1959 гг. В среднем течении Оби Е. Ф. Пеньковская проводила свои исследования у с. Коломино, Чаинского района (1958, 1968, 1969 гг.), а в пойме нижнего течения — у с. Мужи (1965 г.).

Л. И. Номоконов (1960а, б) в 1947 и 1948 гг. изучал растительность Обской поймы от Барнаула до устья Васюгана, а М. Ф. Елизарьева (1951), Н. Ф. Вылцан (1964, 1968), В. Я. Балаганов (1968) — в среднем течении Оби. Луга Васюганья в 1927—1928 гг. изучала экспедиция Государственного лугового института (Бронзов, 1929б).

Монографические данные о луговой растительности поймы Оби от Сургута до Салехарда, представляющие большой познавательный интерес, обобщены в сводках М. К. Барышникова (1933, 1961).

В 1954—1957 гг. (в 1957 г.— в составе Нижне-Обской экспедиции Московского университета) растительность поймы Оби изучала Э. Е. Роднянская (1958 и др.). Ею опубликованы содержательные работы, касающиеся кроме растительности также структуры пойменных ландшафтов и их изменений на разных отрезках долины.

В нижнем течении Оби луга исследовались также В. В. Сапожниковым, Е. В. Никитиной (1920), Р. А. Дыдиной (1958, 1961), В. Г. Коноваленко (1958).

Сравнительный обзор растительности в пойме Оби дается в сводке Ю. А. Львова (1963) и Е. Ф. Пеньковской (1972).

Интенсивные исследования в поймах рек, особенно в последний период, проводят почвоведы. В почвоведческой литературе, еще со времени Н. М. Сибирцева, Б. Б. Полынова и других, изучается роль аллювиального процесса в почвообразовании и общие вопросы генезиса пойменных почв. Непосредственно с этим связаны и работы по их классификации. Имеется много работ по региональной почвенно-географической характеристике речных пойм или их отрезков (Пойменные почвы русской равнины, 1962, 1963). Изучается морфологическая структура и условия почвообразования в поймах, химические, водно-физические и другие свойства пойменных почв, особенности режима в них физико-химических и биологических процессов, а также их микробиологические особенности. В последние годы большое внимание стало уделяться изучению в пойменных почвах микроэлементов.

В тесной увязке с почвоведами ведется изучение микрофлоры и фауны, и анализ обусловливаемых ими почвенных процессов в условиях заливных лугов (Гельцер, 1963; Стриганова, 1968; и др.). Весьма обширна литература об освоении и мелиорации пойменных земель.

Успешному и всестороннему проведению почвенных исследований в поймах способствовала комплексная разработка этих вопросов научными коллективами (кафедра почвоведения Московского университета, где исследованиями руководят В. А. Ковда и Г. В. Добровольский; Московская с.-х. академия им. Тимирязева — руководитель И. И. Плюснин).

Зоологическая изученность пойм очень неравноценна и в целом значительно уступает геоботанической и почвенной*.

Пойменные биоценозы уже давно стали привлекать внимание энтомологов. Большая заслуга в развитии этого направления принадлежала В. Н. Беклемишеву, под руководством которого еще в 20-х годах были выполнены исследования по почвенной фауне речных пойм (Игошина, 1928; Баскина, Фридман, 1928; Четыркина, 1926; и др.).

Особый интерес энтомологов к поймам объясняется также возможностью изучения здесь влияния разливов на фауну. Весенние половодья привлекали внимание поэтому и с общих теоретических позиций как фактор эволюционного процесса (Беклемишев, Четыркина, 1935; Передельский, 1948—1950). В ходе энтомологических исследований изучался видовой состав беспозвоночных поймы, их численность, биомасса, распределение беспозвоночных (особенно почвенных) по поперечному профилю долины, количественные и групповые особенности комплексов беспозвоночных поймы в сравнении с фауной водоразделов (Криштваль, 1955; Утробина, 1958). Значительная часть этих работ была проведена в комплексе с почвенными исследованиями в пойме.

Специальным объектом исследований в речных поймах являлись также некоторые группы кровососущих членистоногих, например, комары, в связи с проблемой малярии (Беклемишев, 1944; Нецкий, 1952а, б; и др.), туляремии (Олсуфьев, 1939) и других инфекций. Из тематических медико-биологических сборников, специально посвященных Волго-Ахтубинской пойме, укажем на книгу «Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии» (1958).

В отношении других групп насекомых, обитателей пойм, литература по их характеристике весьма неравноценна. То же следует сказать и о териологических и орнитологических исследованиях. Речные поймы еще не привлекли к себе специального внимания зоологов. При фаунистических исследованиях зоологи, как правило, не выделяют и не рассматривают отдельно сборы в речных долинах, объединяя их часто с материалами, относящимися к зональным междуречьям. Это в значительной степени относится также и к фаунистическим исследованиям энтомологов и паразитологов.

Среди объектов териологического исследования исключением по полноте изученности являются виды животных, связанных по своему образу жизни с речными долинами (бобр, норка, выхухоль и др.).

---

* Характерно, что при выделении в изучении речной поймы четырех основных направлений (изучение геологии и геоморфологии пойм, изучение пойменных почв, изучение пойменной растительности, изучение связи и взаимоотношений между собой элементов пойменного ландшафта (пойменная биогеоценология), Б. М. Миркин и Н. Г. Ишбулатова (1967) вовсе не упоминают в качестве самостоятельного раздела исследования зоологического профиля. Говоря о пойменной биоценологии, авторы подчеркивают, что по этому разделу как в зарубежной, так и в отечественной литературе имеется еще слишком мало фактического материала и теоретических построений.

Литература по этим видам включает монографии (Федюшин, 1935; Бородин, 1963) и освещает распространение видов, экологию и взаимоотношения близких форм.

Долины рек с их береговыми обнажениями привлекали внимание зоологов и в связи с изучением истории фауны. Великими «кладбищами» животных называет Н. К. Верещагин (1953а) долины рек русской равнины. Колоссальное количество трупов зверей, которое накапливалось и захоронялось на протяжении тысячелетий в поймах рек, не случайно. Пойма с ее лугами, древесными и кустарниковыми зарослями всегда привлекала мелких и крупных травоядных — мамонтов, лошадей, зубров. В поймах рек спасались стада зверей и от страшных степных пожаров. Пойма была кормилицей крупных травоядных в суровые зимы.

Из-за практической важности (главным образом в связи с проблемой природноочаговых инфекций) более полно описана для речных пойм фауна и экология мышевидных грызунов и насекомоядных (Формозов, 1947; Кондрашкин, 1948; Шилов, 1955; Максимов, 1960). Специальное внимание зоологов было привлечено также к изучению влияния разливов на условия существования животных.

Среди зоологов несколько большее внимание обитателям пойм уделяли о р н и т о л о г и, что отчасти связано с тем, что в поймах (особенно в дельтах рек) сосредоточивается много птиц (Исаков, 1949а; Страутман, 1961; и др.).

Среди основных зоологических сводок, специально посвященных животному населению и условиям его существования в поймах, укажем монографию Н. П. Дубинина по птицам р. Урала (Дубинин, 1953; Дубинин, Торопанова, 1956).

Совершенно недостаточно изучена в поймах фауна и экология а м ф и б и й и р е п т и л и й (Динесман, 1950).

Значительный вклад в разработку общих вопросов зоологии пойм (на примере позвоночных) внес И. С. Туров (1958а, б), который изучал влияние различных типов пойменного режима на фауну речных долин Волжского бассейна. И. С. Туров делает попытку выявить определенные черты в экологии и поведении, могущие охарактеризовать пойменное население.

Детальное изучение животного мира волжской и камской долин — ложа будущего тогда Куйбышевского водохранилища — проведено коллективом зоологов Казанского филиала АН СССР, Казанского государственного университета в содружестве с другими специалистами. Эти исследования, охватившие широкий круг биологических вопросов, проводились под руководством В. А. Попова и опубликованы в Трудах Казанского филиала АН СССР (Серия биол. наук, вып. 3, 1954).

Распространению и экологии различных групп позвоночных и беспозвоночных животных посвящены книги «Природа поймы р. Оби» (1963) и «Биологические ресурсы поймы Оби» (1972).

Большое внимание уделялось речным поймам в связи с прикладными задачами и х т и о л о г и и. В долине р. Оби плодотворные исследования в этом направлении проводил коллектив ихтиологов

Томского государственного университета под руководством Б. Г. Иоганзена (Иоганзен и др. 1958; Гундризер, 1963; Петкевич, 1957).

В основном в связи с рыбохозяйственными задачами водоемы речных долин служили объектом исследований гидробиологов. Эти исследования охватывали преимущественно реки и водохранилища и в меньшей степени водоемы самих пойм. Из наиболее ранних работ назовем статью Б. С. Грезе (1929), сравнившего зоопланктон пойменных озер и русел рек.

В ходе гидробиологических исследований, охвативших большое количество рек европейской и азиатской частей СССР, изучались биоценозы дна и толщи воды, распределение групп и форм организмов в зависимости от динамики гидрологических и других факторов, экология отдельных групп реобионтов. Ведутся плодотворные исследования по гидробиологической классификации рек (Жадин, 1950, 1967; и др.).

Что же касается пойменных озер, то они, по заключению Е. Ф. Гурьяновой (1946), представляют собой один из самых интересных объектов изучения для гидробиолога, занимающегося типологией водоемов. Режим их чрезвычайно своеобразен, с ярко выраженной годовой цикличностью, связанной с периодической сменой озерного периода периодом речным и с морфологическими особенностями озерной ванны. Обилие и разнообразие озер, сконцентрированных на сравнительно небольшой территории поймы, делают их не только интересным, но и удобным объектом для теоретической разработки проблемы типологии водоемов.

В заключение следует сказать, что биологическим исследованиям в речных долинах во многом содействуют работы геологов-четвертичников, геоморфологов (Шанцер, 1951; Щукин, 1960), биогеоморфологов (Мильков, 1953), а также разработка общего учения о реках (Аполлов, 1952), их устьях (Самойлов, 1952) и разливах (Зайков, 1954).

Народнохозяйственное значение речных пойм столь велико и своеобразно и затрагивает настолько обширный круг исследовательских и прикладных вопросов, что давно возникла необходимость выделения этого направления в специфическую науку *«поймоведение»*. Этот термин использовал Р. А. Еленевский в ранних работах по лугам речных пойм. Он выдвигал также метод сравнительного изучения лугов пойм, называя его «сравнительным поймоведением».

В современной литературе о целесообразности обособления поймоведения писали Б. М. Миркин и Н. Г. Ишбулатова (1967), считая, что поймоведение — это раздел более широкого учения о географических ландшафтах и их компонентах, и что целесообразность обособления этого раздела вытекает из специфических особенностей объекта, ставящего его вровень с такими «дочерними» науками хорологического комплекса, как болотоведение, тундроведение и пр.

В. И. Жадин (1967) предлагает отличать лимнологию (озероведение) от биопотамологии, изучающей жизнь в реках. В круг вопросов последней он включает также и пойменные водоемы, постоянно или временно (во время разливов) связанные с рекой, и водохранилища на реках.

Что касается поймоведения, то оно имеет более широкие задачи, так как (если говорить о биологических его задачах) включает помимо лимнобиологии (жизнь в пойменных озерах) и собственно биопотамологии (жизнь в реках) также и изучение биоценозов самой поймы, что представляет для многих отраслей биологии (геоботаники, орнитологии, териологии) самостоятельный интерес. Ни лимнобиология, ни биопотамология не распространяются на луга, леса и болота поймы. Характерно, что при литературном обзоре по биопотамологии В. И. Жадин исключает исследования собственно пойм, но рассматривает гидробиологические исследования русел рек, а отчасти также и пойменных озер.

В более широком плане исследований, когда их объектом являются не только разработанные, но и неразработанные речные долины, следует говорить о «долиноведении» — термин, также использовавшийся в специальной литературе.

Сделанный обзор говорит о неравномерной и в целом недостаточной биологической изученности природы речных долин. Изучение биологических процессов, происходящих в поймах, структуры и динамики их биоценозов, связанных в основном с гидрологическим режимом, несомненно, будет способствовать быстрейшему выполнению планов хозяйственной реконструкции и рационального использования природных богатств речных пойм.

БИОЦЕНОЗЫ РЕЧНЫХ ДОЛИН В СИСТЕМЕ ЗОНАЛЬНЫХ ТИПОВ ЛАНДШАФТОВ И ИХ ВИДОВАЯ СТРУКТУРА

РАЗВИТИЕ УЧЕНИЯ О ДОЛИНАХ

При изучении речных долин исходным было представление об *азональном* характере речных долин и их биоценозов. Этого взгляда в части пойменных почв в конце прошлого века придерживался В. Докучаев (1949а), который выделил наносные (аллювиальные) почвы в особый класс, считая их «анормальными». Об азональности пойменных почв писал Н. М. Сибирцев (1895), подчеркивая при этом, что в отношении аллювиальных почв мы имеем собственно не почву, а геологическое образование, вступившее в первые стадии почвообразовательного процесса.

Молодые аллювиальные равнины крупнейших долин Оби, Иртыша и Енисея, рассекающих все зоны, рассматривал в качестве азональных областей В. А. Деменьтев (1940).

Вслед за многими почвоведами и геоморфологами и ботаники считали, что заливные пойменные луга представляют собой явление азональное, зависящее только от режима реки и не связанное с зональными ландшафтами коренных берегов (см. обзор: Павлов, 1948а). В своих ранних работах, относящихся к 20-м годам, подобного мнения придерживался В. В. Алехин (1921, 1925).

Он писал, что в отличие от зональных сообществ, связанных с климатом, заливные луга, как таковые, с климатом не связаны и могут встречаться в любой климатической зоне. Поэтому луговые сообщества должны быть названы азональными, подобно тому, как проф. Сибирцев называл «азональными» луговые почвы (см. также: Фокин, 1929).

От этой точки зрения В. В. Алехин не отошел и в более поздних работах. Придавая большое значение влиянию на природу речных долин окружающих зональных факторов, он называл долинные явления азонально-зональными.

Самобытность речных долин, которую можно трактовать в качестве признания их азональности*, подчеркивает А. П. Шенников.

В работе 1919 г. он писал, что «нарушение долинами широтной зональности рассматривают обыкновенно на фоне материковых условий данной зоны и говорят о степени, в какой эти условия какая-нибудь долина нарушает. Мне

* Именно так Л. С. Берг (1947) оценивает точку зрения А. П. Шенникова.

кажется, правильнее говорить о степени нарушения материком самостоятельности долины. Для целей классификации не безразлично, как смотреть на долину. Если смотреть на нее как на нечто самостоятельное, только изменяемое воздействием материка,— центр тяжести переносится на реку, как на фактор, определяющий растительность долины. Следовательно, сравнение лугов сводится к сравнению рек как геологических факторов, независимо от климата материков». А. П. Шенников заключает, что «долина — чуждый организм в теле материка, обладающий своей собственной зональностью, особая ботанико-географическая система (Шенников, 1919, с. 23).

Азональный характер долинных ландшафтов и их биоценозов признается частью исследователей и сейчас. Сошлемся на зоологические работы последнего времени, в которых авторы характеризуют пойменные ценозы или их отдельные компоненты как азональные категории, не вдаваясь, однако, в расшифровку этого явления (Туров, 1958а; Кондрашкин, Кондрашкина, 1963; Кучерук, 1959; Ротшильд и др., 1969). Соответствующие факты приводит и А. А. Передельский (1950).

К категории азональных относят аллювиальные почвы американские почвоведы — см. обзор Б. М. Миркина и Н. Г. Ишбулатовой (1967).

Многие авторы, относя речные долины к той или иной категории, подчеркивают азональный характер таких явлений, как пойменность, аллювиальность, пойменный рельеф и т. д. (Фаткин, 1952; Земцов, 1966; и др.).

Нет недостатка и в такой общей констатации, что «все стороны природного комплекса в пойме: рельеф, гидрологический режим, климат, почвы, аллювиальность — обусловили формирование азональной пойменной растительности, специфический характер которой состоит в том, что ее образуют наиболее приспособившиеся «поймостойкие виды» (Пеньковская, 1963б, с. 6).

Весьма распространено представление о речных долинах и их биоценозах как о явлении интразональном. Не останавливаясь на обзоре этой точки зрения, которая подробно будет рассмотрена ниже, укажем на авторов, придерживающихся взгляда об интразональности природы речных долин (Неуструев, 1930; Лопатин, 1953; Чернов, 1968; Воронов, 1963б; Фоканов, 1954; Кривоносов, 1963б; Крыжановская 1963; Гептнер, 1936; Шумилова, 1962; Егоров, 1959; Ташлиев, 1958; и др.).

Многие авторы придерживаются точки зрения о зональной принадлежности долинно-речных комплексов.

К. Д. Глинка (1931), дискутируя с Н. М. Сибирцевым, отнесшим пойменные почвы к азональным, пишет, что на самом деле почвы речных долин зональны, причем обычно границы этих зон располагаются несколько южнее границ почвенных зон плато.

Точка зрения К. Д. Глинки объясняется отчасти классификационными соображениями. Автор не видел необходимости выделять в группу азональных аллювиальные почвы на том основании, что при формировании их к процессу почвообразования присоединяются другие динамические процессы. Таких почв вообще мало в природе, пишет автор, и, кроме аллювиальных, в ту же группу пришлось бы зачислить делювиальные, эоловые и прочие почвы. На почвах реч-

ных долин, как пишет К. Д. Глинка, мы ясно наблюдаем или морфологические признаки болотных почв, или подзолистых, или солонцовых и т. д., следовательно, и должны их относить к соответственным типам и разностям, с оговоркой, что мы в данном случае имеем в виду болотную аллювиальную, подзолистую аллювиальную почву. Если же аллювиальные процессы настолько берут перевес над процессами почвообразования, что совершенно маскируют последние, то лучше не говорить о почве, а называть образование аллювием, относя его, таким образом, к механическим осадкам.

О том, что зональные условия накладывают более или менее заметный отпечаток на почвы всех положений, в том числе и на те, которые по Н. М. Сибирцеву относятся к азональным, пишет С. С. Неуструев (1930). Этот автор приходит к выводу, что, строго говоря, азональных почв нет, но между почвами данной зоны есть такие, на которые влияние климата до известной степени затушевывается избыточным увлажнением.

О том, что почвы пойм зональны, т. е. в системе своего почвенного покрова они отражают зональные условия почвообразования, характерные для окружающих речную долину водораздельных пространств, пишет Д. Г. Виленский (1957).

Чем меньше река, тем зональность почв ее долины, согласно этому автору, выражена резче. Только поймы наиболее крупных рек — Волги, Днепра, Дона лишь частично подчиняются закону зональности, так как продолжительное весеннее затопление, быстрое течение воды, обилие приносимого наилка накладывают свои специфические черты на почвообразовательный процесс, делая их почвы как бы вкрапленными в различные зоны — интразональными. Но и в них, особенно в нижнем течении, добавляет автор, все более резко проявляются зональные черты в явлениях солонцеватости и засоленности пойменных почв.

Как о несомненном факте, что в общем ландшафт поймы любой равнинной реки зонален, «ибо водораздельные факторы оказывают на него решающее влияние, действуя большую часть года», пишет К. И. Фаткин (1952, с. 103).

Доказательством этого, по его данным, служит хотя бы тот факт, что нигде пойма в целом не формирует вполне оригинального, свойственного только ей ландшафта, который давал бы право отнести ее к разряду незональных образований, не встречающихся в пределах водораздела данной или сопредельной зоны.

Этот автор пишет, что плавневые участки южнорусских рек, зелеными пятнами выделяются среди степных и полупустынных водораздельных пространств. Значительные площади лесов из ивы, тополя, осокоря и других пород, заросли тростника и осок, сочные луга с травостоем мало похожи на травостой водоразделов, тучные черноземовидные почвы — все это на первый взгляд необычно и ни с чем несравнимо. Но достаточно побывать в пределах водораздела севернее лежащей зоны, чтобы наблюдать там почвенно-растительные сообщества, весьма похожие на только что виденные нами.

Аналогичным образом леса, заходящие по долинам северных рек далеко в глубь тундровой зоны, сходны с лесами, покрывающими водоразделы подзоны тайги.

По мнению К. И. Фаткина, из сказанного не следует делать вывода, что ландшафт поймы лишен оригинальности, налагаемой на него спецификой гидрологических условий. Последние играют большую роль в некоторых частях поперечника поймы. Речь же идет об общей направленности природного комплекса поймы в сторону водораздельного комплекса.

При общих классификационных построениях, согласно К. И. Фаткину, необходимо рассматривать пойменные ландшафты не как что-то обособленное и совершенно самостоятельное, а как неразрывно связанное с природой водоразделов, т. е. как зональное образование.

Описываемой «зональной» точки зрения придерживается и часть географов. Характерна в этом отношении позиция одного из основоположников учения о ландшафтной зональности природных явлений — Л. С. Берга (1947, 1952).

Он пишет, что прежде наши луговеды, вслед за почвоведами, считали пойму явлением азональным, что ландшафт ее не зависит от прилегающего коренного берега, что вся долина — чуждый организм в теле материка, обладающий своей собственной зональностью. Однако в последнее время луговеды пришли к выводу, что поймы стоят в тесном соответствии с ландшафтами; оказывается, что при детальном изучении пойменных лугов совершенно отчетливо выступают перед нами различные луговые области: степная, лесостепная, лесная, северолесная, что пойма неразрывными нитями связана с водоразделом. В качестве примера укажем, что в области тайги почвы пойм обычно не засолены, в черноземной зоне засоление наблюдается нередко, а в пустынной оно весьма явственно. Подпочвы пойм рек тундры отличаются наличием вечной мерзлоты, чего в более южных зонах, естественно, не бывает. В лесной зоне развиты луга с преобладанием кислых, плотнокустовых злаков и осок, в степной и частью полупустынной — пырейные луга, а в пустынной—ажрековые.

При всем том Л. С. Берг не отрицает, что луговая растительность менее связана с ландшафтными зонами, чем другие растительные формации.

На основании того факта, что зональное окружение оказывает всестороннее влияние на речные долины, Л. С. Берг включает их в те зоны, в пределах которых находится данный отрезок речной долины. При описании каждой ландшафтно-географической зоны дается и характеристика речных долин как одного из производных ландшафтов данной зоны (см. также: Мильков, 1964; Солнцев, 1960).

Имеется и другой аспект в рассматриваемой точке зрения, постулирующей зональную принадлежность речных долин. Имеются ввиду взгляды по этому вопросу зоогеографа А. П. Кузякина (1954, 1962). В 1954 г. он писал, что долины больших рек до сих пор считаются «интразональными» элементами, хотя в действительности они представляют собой неотъемлемую часть особой географической зоны — зоны лиственных насаждений. Этот тезис автор повторяет и в последующих публикациях. Долины больших рек, пишет А.П.Кузякин в 1962 г., зональны и принадлежат они к лесолуговой зоне* (в последнюю автор включает кроме собственно лесостепья и долин больших рек северной и умеренной полосы также смешанные широколиственные и часть субтропических лесов). От полосы, идущей с запада на восток параллельно другим зонам на север и юг, до лесотундры и полупустынь, пишет А. П. Кузякин, отходят длинные рукава, пересекающие тайгу и степь, а по этим рукавам (щупаль-

* Термин «лесолуговая зона» широко используется в литературе вместо термина «лесостепная зона». Употребляется также понятие «лесолугово-степная», «луголесостепная» и другие (Шенников, 1941; Карасев и др., 1941; Максимов, 1964; и др.). В этой книге, при цитировании авторов, оставляем используемую ими терминологию. В собственном тексте, в связи с большей общепризнанностью, используется наименование «лесостепная зона».

цам) идут характерные для лесолуговой зоны животные, чуждые водораздельным ландшафтам тайги и степей.

Сказанное автор относит и к долинам горных рек, по которым лиственные насаждения идут до субальпики и подножий гор.

По ландшафтному признаку основанием для этого, по мнению А. П. Кузякина, служит общий для лесолуговой зоны и долин больших рек северной и умеренной полосы признак чередования фаций культурного ландшафта с «островными» (преимущественно лиственными, реже смешанными) лесами и характерный ярус из луговых трав с открытыми лугами (суходольными, заливными, заболоченными). Исходно луговая зона была представлена только лесостепьем и долинами больших рек с общими для них группами растительных формаций и животным населением. Позднее, в результате хозяйственной деятельности человека, лиственные и смешанные леса превратились в перелески и рощи, окруженные полями, уподобились «островным» лесам (дубравам и березовым колкам) лесостепья с характерными для последних обитателями, отличными от обитателей смежных зон — тайги и степей. Конфигурация зоны, заключает А. П. Кузякин, получается очень сложной, непривычной для глаза, но отражающей фактическое распределение генетически близких ландшафтов.

Значительное число авторов в настоящее время придерживается точки зрения о сочетании в речных долинах азональных (в некоторых работах — «интразональных») и зональных явлений. Эти взгляды подробно обоснованы В. В. Алехиным. Еще в работе, опубликованной в 1925 г., говоря об азональности лугов, он писал, что не надо думать, будто луга совершенно не зависят от климата той области, где они находятся. Мы можем говорить, заключает В. В. Алехин, не только о зонах лугов, но, по-видимому, и о различных районах внутри определенных зон. И раз это так, то говорить о растительности лугов как о растительности «азональной», если и можно, то лишь до известной степени: растительность лугов обнаруживает черты как азонального, так и зонального характера, луга — это азонально-зональное явление.

Более детально эту точку зрения В. В. Алехин изложил в монографии, опубликованной в 1951 г. То обстоятельство, что растительность лугов находится в большей или меньшей мере под влиянием соответствующей зоны, пишет В. В. Алехин, естественно приводит к представлению о зональности луговой растительности. Луга нужно считать интразонально- или азонально-зональным явлением, что подтверждается целым рядом исследователей для многих рек, текущих в меридиональном направлении: для Цны, Вороны, Иртыша, Печоры и др. Всегда та зона, по которой протекает река, накладывает на нее определенный отпечаток, который может быть то более, то менее выражен.

Повторяя тезис о том, что в пойме сталкиваются аллювиальные и зональные факторы, к числу первых В. В. Алехин относит поемность, эрозию-аккумуляцию и другие, к числу вторых — климат, рельеф, горные породы, растительный покров, степень распашки всего лежащего выше бассейна. Ослабление аллювиальных факторов влечет за собой усиление зональных и наоборот, поэтому любой участок поймы отражает в своем почвенно-растительном покрове всю сложную изменчивость этих двух борющихся сил.

Вывод о сочетании в поймах азональных (в некоторых работах интразональных) и зональных явлений, сделанный В. В. Алехиным, нашел особенно активную поддержку у геоботаников (Еленевский, 1927; Бронзов, 1926, 1929а; Марков, 1955б; Воронов, 1963а; Роднянская, 1960, 1963а; б, Миркин, 1960; Миркин, Ишбулатова, 1967; Гри-

горьева, Пеньковская, 1957; Пеньковская, 1963б; Иоганзен, 1963; Сметанин, 1963; и др.).

Характерен взгляд на рассматриваемый дискуссионный вопрос В. И. Жадина (1950). В то время как река в ее гидрологических, физико-химических и биологических особенностях очень часто может представлять азональное явление, пишет этот автор, поемные водоемы сохраняют эти черты азональности только в периоды наполнения речными (паводковыми) водами; в остальное же время они находятся под большим влиянием местных факторов, накладывающих сильную печать на весь их режим и обусловливающих как физико-химические особенности водоемов, так и состав населяющей их фауны и флоры.

* * *

Как видно из предыдущего обзора, в литературе существуют разные оценки (рис. 1) зонального положения речных долин и их биоценозов: речные долины и их комплексы — азональны; зональны (разные аспекты этого понятия); интразональны; азонально-зональны; интразонально-зональны.

Авторы относят речные долины в отношении зональности нередко прямо к противоположным категориям, причем это касается и работ, опубликованных в последние годы. В одном и том же сборнике можно столкнуться с различными точками зрения по этому вопросу.

О том, насколько еще не устоялось представление о положении речных долин в ландшафтно-географических зонах, хорошо видно и из категоричности формулировок авторов. Так, И. С. Туров (1958а) пишет, что представление о речных поймах, как явлениях азональных, не нуждается в подтверждении и в настоящее время общепризнано.

Б. М. Миркин (1963, с. 1029) утверждает, что «всякий ландшафт должен относиться к тому или иному зональному типу» и что взгляд на почвы поймы, как на «анормальные» и «азональные» представляет лишь исторический интерес (см. также: Миркин, Ишбулатова, 1967). О том, что «представление об азональности или интразональности пойменных лугов не соответствует действительности», пишет Л. И. Номоконов (1960а и др.). В связи с широким распространением в отношении пойм и их ценозов понятия «интразональность» уместно вспомнить категорическое утверждение А. П. Шенникова (1941, с. 438), что «интразональных типов лугов нет».

Разные точки зрения на положение речных долин в зональных типах ландшафтов объясняются в некоторой степени и тем, что физико-географическая терминология еще не устоялась. Нередко у одного автора мы встречаемся с разными терминами при характеристике одного и того же явления. Так, В. В. Алехин относил луговую растительность к азонально-зональной, но в некоторых работах использует также понятие «интразонально-зональный» и «интразональный» (Алехин, 1921, 1924, 1925). В работе, написанной совместно с Л.В.Кудряшовым и В. С. Говорухиным (1961), В. В. Алехин выделяет интразональный тип растительности в противовес зональному и т. д.

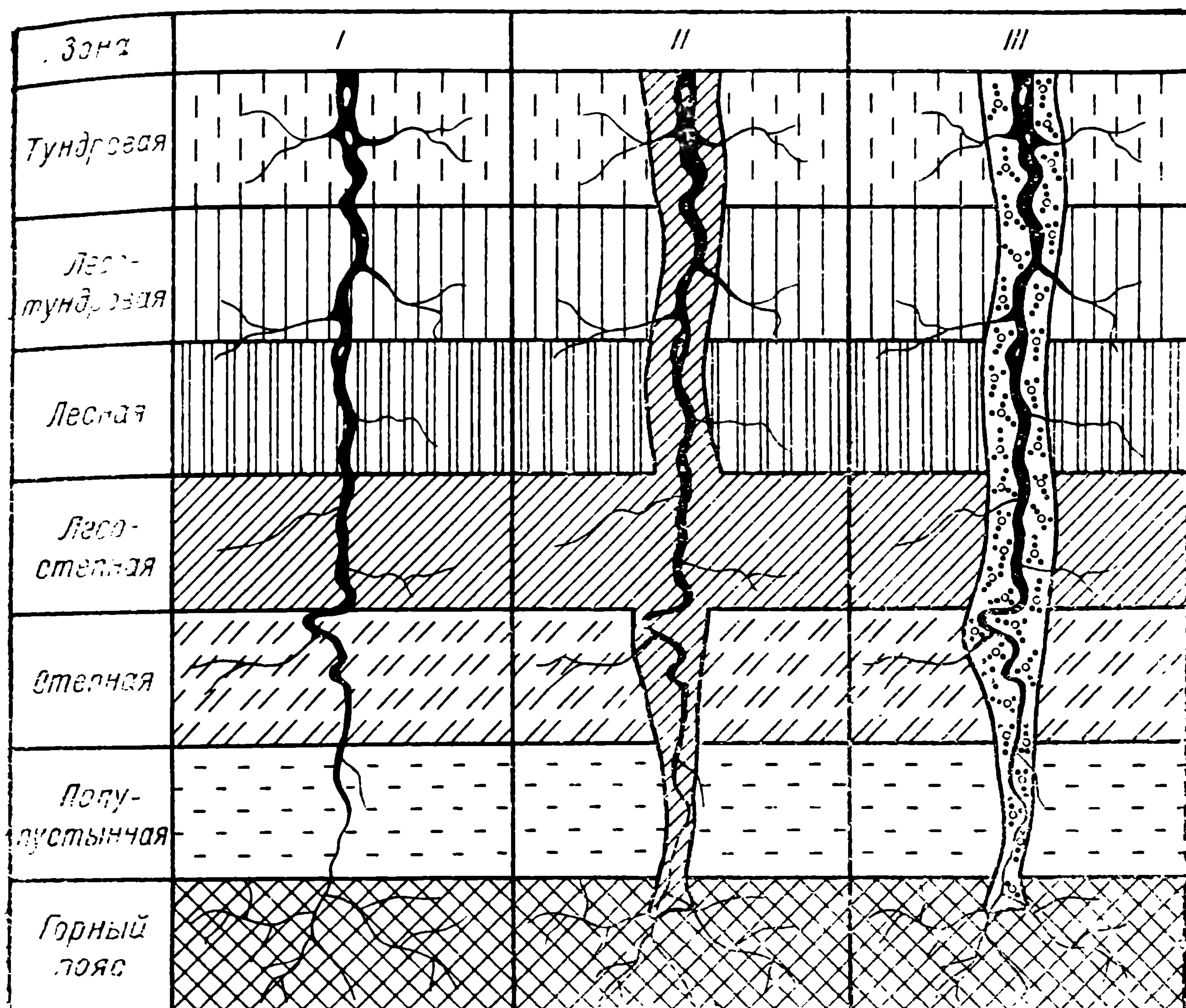


Рис. 1. Схема основных точек зрения на положение речных долин и их биоценозов в системе ландшафтно-географических зон.

I — речные долины зональны; *II* — речные долины принадлежат лесостепной зоне; *III* — речные долины азональны.

Приведем и другой пример, характеризующий указанное несходство в терминологии. В настоящее время, — пишет Н. В. Павлов (1948а), — ряду луговедов и ботаников удалось доказать, что пойма, несмотря на все своеобразие, по крайней мере, интразональна и можно отчетливо различать заливные луга лесной, лесостепной и степной областей. Далее он пишет, что если нельзя говорить о прямой зональности пойменных лугов, то все же связь и взаимосвязь их с ландшафтами водоразделов, бесспорно, существует.

В первом тексте явно противоречиво использование термина «интразональный», поскольку дальше речь идет о различиях лугов в разных зонах (т. е. казалось бы о их зональности). Из дальнейшего текста оказывается, что автор имеет в виду также сочетание в пойме интразональных и зональных явлений.

Таких примеров несходного толкования терминов можно привести много.

Переходя к обзору отдельных терминов, надо прежде всего сказать, что в дискуссии о положении речных долин в системе

ландшафтно-географических зон существует различное понимание самого термина «з о н а л ь н о с т ь».

Сравним толкование этого термина у тех авторов, которые на вопрос — зональны или интразональны (в других работах: азональны) речные долины или их биоценозы — отвечают категорически: «да, зональны». На поставленный вопрос именно так определенно отвечает А. П. Кузякин, имея и отстаивая свою точку зрения о том, что речные долины принадлежат лесолуговой широтной зоне. Это — четкая и терминологически правильная формулировка, отстаивающая зональный характер речных долин, а именно их идентичность с совершенно конкретной, причем одной широтной ландшафтно-географической зоной. Кривотолков в понимании этой точки зрения не может быть.

Существует другая группа авторов, также категорически утверждающих тезис о зональности речных долин, но имеющая при этом в виду, что речные долины принадлежат не одной какой-то зоне, а разным, т. е. в пределах определенной зоны зональна и речная долина. Иначе говоря, речные долины или их отрезки, лежащие в разных ландшафтно-географических зонах, являются неотъемлемой частью именно этой зоны.

Такая позиция, которой придерживаются многие географы, терминологически также четкая и тоже не может вызывать кривотолков. Как и А. П. Кузякин, эти авторы трактуют термин «зональность» в качестве антитезы «азональности», или «интразональности», в других работах*. Отстаивая этот тезис, авторы тем самым исходят из признания, что черт сходства или общности признаков речной долины в пределах данной зоны с собственно широтной зоной больше, чем между отрезками долины, расположенными в разных зонах. Если стоять на противоположной точке зрения, то надо признать своеобразие и ландшафтное единство речных долин, существующее независимо от их зонального размещения, т. е. признать факт азональности речных долин.

Но существует и третья группа авторов (главным образом ботаников), которые также отстаивают тезис о зональности речных долин и их ценозов, с иным, однако, пониманием содержания дискуссии. О чем идет речь в этих работах, рассмотрим на примере статьи Г. В. Крылова (1963), категорически отстаивающего тезис «о ярко выраженной зональности» пойменных лесов.

Очевидно, что когда идет спор о зональности или незональности речных долин и их комплексов, то сторонники зональности должны привести доводы в пользу адекватности в пределах широтной зоны долинных и материковых явлений. В работе Г. В. Крылова есть подобное утверждение. Он пишет (с. 268), что в пойме «в сложении лесов участвуют те же древесные породы, что и на водораздельных пространствах лесной зоны Западной Сибири (сосна, ель, кедр, пихта, береза, осина)». Однако из текста работы видно,

---

* Некоторые географы (см. ниже) вовсе отрицают явление азональности, считая все явления природы зональными.

что приводимые автором материалы сводят категоричность этого утверждения о зональности к минимуму. Выясняется, что в пойме «появляется большое разнообразие ив и тополей, не встречающихся в лесах водоразделов, на долю которых приходится абсолютное преобладание по площади и запасу».

Г. В. Крылов выделяет даже особую группу лесных формаций —«долинные леса», в которых преобладает и по площади, и по видовому составу формация ивняков (свыше 10 видов ив на площади 1225 тыс. га поймы Оби). Следующей является в пойме, согласно Г. В. Крылову, формация топольников, к которой в условиях поймы можно отнести и класс типов долинных осинников. В эту формацию входят классы типов — осокорники (наиболее распространенные по площади), осинники, белотопольники, лавролистные топольники (встречающиеся только в предгорных и горных речных долинах). Общая площадь, занятая этой формацией, составляет около 1 млн. га. Из них на долю осокоревых урем (травяно-болотных осокорников) и низкотравных осокорников, а также белотопольников, которые еще отдельно не учтены, приходится 945 тыс. га.

Что же касается собственно зональных типов лесов в поймах рассматриваемых рек, то согласно Г. В. Крылову, из хвойных лесов наиболее распространены по площади ельники. Они представлены классом сибирских ельников. Общая площадь их составляет 92 тыс. га. Формация сосняков занимает 66 тыс. га и в основном представлена группами разнотравных, орляковых и ягодниковых (бруснично-черничных), сосняков II—IV класса бонитета. Формация кедровников занимает 45 тыс. га.

Из сопоставления площадей леса разных формаций видно, что собственно материковые типы занимают в пойме совершенно незначительное место. Добавим, что зональные типы леса собственно для поймы Оби вовсе не свойственны (Барышников, 1961; Дынина, 1961) и имеются здесь лишь на островах самого русла реки, а также останцах, т. е. на участках суши (обычно небольших островках), отчленившихся от коренного берега, и к пойме, собственно, не относящихся и чуждых ей.

О какой же тогда «ярко выраженной зональности лесов» в пойме может идти речь? Не отстаивая в дальнейшем этот тезис, Г. В. Крылов сводит дискуссию фактически лишь к доказательству неоднородности лесов в пределах продольного профиля долины. Он пишет, что «леса на этой территории, захватывающей ряд зон от лесотундры до степи, неоднородны по составу, типам и классам бонитета и подчиняются широтной климатической зональности, влиянию водного режима рек и почвенно-грунтовых условий (с. 268)*.

О том, что и в данном случае это подчинение широтной климатической зональности не имеет ничего общего с предметом дискуссии, говорит и тот факт, что районирование лесов поймы Оби Г. В. Крылов ведет не соответственно ландшафтно-географическим зонам, что следовало бы ожидать, исходя из его тезиса о ярко выраженной зональности, а для крупных отрезков долины, соответствующих верхнему, среднему и нижнему течению Оби, которые не аналогичны ландшафтно-географическому (широтному) делению Западной Сибири (верхнее течение Оби захватывает предгорья, степь и лесостепь,

---

* При этом Г. В. Крылов, как и другие авторы, говорящие о зональности долин, не отрицает возможности некоторых сдвигов зональных явлений вдоль речной долины в том или ином направлении.

среднее — южную и среднюю подзону лесной зоны, нижнее — среднюю и северную подзону лесной зоны, лесотундру). И дело здесь, очевидно, не в большой трудности расчленения пойменных лесов по зонам. Границы этих зон в Западной Сибири хорошо известны, в то время как деление долины Оби на верхнее, среднее и нижнее течение в значительной степени чисто условно.

Следовательно, оказывается, что в рассматриваемом случае под термином «зональность» фактически кроется не сходство пойменных и междуречных ценозов в пределах каждой зоны и не принадлежность ценозов данного отрезка долины к зональному материку, а лишь несходство пойменных лесов на разных отрезках самой долины.

С подобной трактовкой термина «зональность» и сходными доводами в пользу зональности пойменных ценозов долины Оби мы сталкиваемся в работах Л. И. Номоконова (1960а), М. В. Елизарьевой (1966), Э. С. Роднянской (1960, 1963а), а в отношении долины Урала — В. В. Иванова (1953) и др.

Следует оговориться, что сказанное выше нисколько не может умалять фактическую ценность этих работ, речь идет лишь о трактовке материалов в отношении зональности.

Более подробно остановимся на анализе точки зрения этой группы авторов, так как именно они особенно категорически отстаивают тезис о зональности природы речных долин.

В ботанических работах отражение зональных явлений в самом пойменном ландшафте трактуется как признак адекватной зональности пойм и материковых зон очень часто. Авторы при этом нередко ссылаются на В. В. Алехина (1921), одна из работ которого действительно называется «Луга как зональное явление», и на А. Я. Бронзова (1929а), который опубликовал статью «Зональные явления в пойме р. Иртыша».

В. В. Алехин, например, пишет, что господствующее в литературе мнение об единообразии луговой растительности неверно. Реки Цна и Ворона, текущие меридионально, показывают вполне ясное изменение растительности с севера на юг, причем можно установить 4 зоны. Каждая из этих зон имеет свои ассоциации или фации (субассоциации).

Более детально этот тезис расшифровывается В. В. Алехиным в работе 1951 г., где он пишет, что растительность пойм крайне разнообразна и что при этом изменяется как флора пойм, так и ассоциации: северные виды и северные ассоциации сменяются при движении к югу все более и более южными. На юге особенно бросается в глаза сильное остепнение пойм и развитие солонцов и солончаков с соответствующей растительностью, что стоит в связи с общим режимом степной зоны. При этом надо заметить, пишет В. В. Алехин, что засоленность пойм особенно резко бывает выражена на более мелких реках и речках, там, где аллювиальный процесс недостаточно сильный.

Таким образом, намечаются, согласно В. В. Алехину, зональные ряды в растительности пойм: на юге — сильная засолен-

ность; севернее — засоленность падает; но еще немало степняков; еще севернее — степняков мало, начинают доминировать северные виды; еще севернее—наблюдается исключительное господство северян.

Совершенно ясно, что речь идет здесь лишь о несходстве лугов долины в разных меридиональных отрезках или о районировании лугов в пределах самой речной долины. Что касается идентичности растительности пойменных зон с таковыми на материковых плакорах, то этот вопрос так категорически В. В. Алехиным не ставится. Он пишет о влиянии материкового окружения на растительность поймы, в результате чего «луговые зоны, по-видимому, совпадают с зонами, установленными по водораздельной растительности». Последний тезис очень четко подтверждает, что выше речь шла лишь о собственно речных долинах, которым свойственны свои «луговые зоны».

Однако, говоря о лугах как зональном явлении и даже назвав так свою статью (что, очевидно, и было неправильно понято многими авторами), В. В. Алехин никогда пойменные луга не называл зональными. Уже в работе 1921 г. В. В. Алехин называет пойменные луга азональными, уточняя дальше, что эти «луга подчиняются общему закону зональности, являясь интразонально-зональным сообществом». Эту точку зрения он развивает и в более поздних работах (Алехин, 1925, 1951).

Необоснованны в дискуссии о зональности биоценозов речных долин и ссылки на А. Я. Бронзова, который обсуждаемый вопрос понимал также правильно. Описывая зональные явления в пойме Иртыша, А. Я. Бронзов под собственно зональными факторами понимал воздействие климатических факторов и воздействие материка, поскольку последнее связано с присущими данной зоне особенностями, например, почвенным и растительным покровом зоны, и т. д. В этой формулировке явление зональности трактуется как принадлежность материковых плакоров и не может вызвать кривотолков.

В рассмотренной точке зрения (Крылов, 1963; и др.) используемые понятия зональности и азональности (интразональности) не являются, следовательно, антитезами. Авторы фактически отстаивают и доказывают лишь то, что природа речной долины не сходна на разных ее меридиональных или широтных отрезках. Подобная дискуссия была бы оправдана, если бы под термином азональность имелась в виду идентичность долин на всем их протяжении. Но смысл этого термина совсем иной. Спор идет у этих авторов с несуществующим оппонентом, так как в литературе, за исключением очень старой, конца прошлого и начала этого века, почти невозможно найти утверждения, что речные долины и их природа сходны на всем продольном профиле. Дело обстоит совсем наоборот: много описаний несходства речных долин на разных меридиональных отрезках. Уже для первых исследователей поймы наличие существенных различий долин на разных широтных отрезках было очевидным фактом и не относилось к разряду открытий и спорных вопросов.

Сошлемся на фундаментальную сводку А. П. Шенникова (1919) о лугах Симбирской губернии. Выделяя по поперечнику поймы разные типы лугов по их высотному уровню и степени увлажнения, А. П. Шенников пишет, что эта «схема классификации лугов применима ко всем аллювиальным лугам, независимо от их положения в различных ботанико-географических зонах, например, лесной и степной, т. е. независимо от условий, господствующих на водоразделах» (с. 20). Но последнее не следует понимать как признание А. П. Шенниковым сходства лугов на всех отрезках долины. Автор подчеркивает, что «при этом подразумевается сравнение не видового состава сообществ, но типов развития. Видовой состав, естественно, будет различаться на севере и на юге, хотя и не так резко, как это можно было думать по аналогии с растительностью водоразделов» (с. 22). Говоря о том, что речная долина—чуждый организм в теле материка, автор подчеркивает, что она обладает своей собственной зональностью (с. 23).

Следовательно, еще в 10—20-годах формулировка этого вопроса отнюдь не была дискуссионной.

Вслед за А. П. Шенниковым опубликовал свои статьи В. В. Алехин (1921, 1925), выдержки из которых приводились выше. Можно считать, что работы этих ведущих наших геоботаников-луговедов закрыли дискуссионность обсуждаемого вопроса.

Это подтверждают и последующие публикации по речным долинам. Именно природное районирование речной долины имеет ввиду А. Д. Фурсаев (1934), когда пишет о географической зональности в распределении флоры и растительности в пойме Нижней Волги. Он назвал свою статью «О географической зональности в распределении флоры и растительности поймы Нижней Волги», но очень четко определил цель работы, возражая против представления, что поймы рек (в частности, пойма Волги) имеют однообразную растительность на всем протяжении *. Целью его статьи было доказать существующее изменение растительного покрова в пойме нижней Волги. А. Д. Фурсаев строго расчленяет вопрос о зональности в пределах материковых территорий по право- и левобережью Волги, с одной стороны, и речной поймы, с другой. Своеобразие местообитания в пойме Волги, пишет этот автор, не позволяет часто проводить строгой параллели в распределении растений по Волге и во вневолжских пространствах. Реки, располагающиеся близко друг от друга, протекающие через одни и те же ботанико-географические зоны, в одном и том же направлении, имеют различные типы растительности в поймах.

---

* А. Д. Фурсаев дискутирует в данном случае с С. И. Коржинским (1888), который писал, что в то время как характер сухопутной растительности подвергается частым изменениям, особенно по направлению с севера на юг, состав озерно-речной фации остается почти неизменным на огромнейших расстояниях. «Растительность заливных лугов Волги носит общий облик и обладает одними и теми же наиболее типичными представителями на всем протяжении между Астраханью и Ярославлем».

Так что категоричность в отстаивании тезиса о зональности речных долин, что иллюстрировалось на примере работ Г. В. Крылова и других, не только ничем не оправдывается, но, что важно подчеркнуть, методически, собственно, и не касается дискуссии о зональности или азональности речных долин.

Неправильная трактовка отдельными геоботаниками сущности дискуссии оказала влияние и на зоологов, среди которых также стал обсуждаться вопрос, зональны или интразональны биоценозы речных долин, причем опять в той же плоскости: в разряд спорных был отнесен вопрос, сходны или различны ценозы животных на разных отрезках речной долины, под чем и понималась зональность.

Так, Н. П. Дубинин (1953) при изучении орнитофауны долины Урала пишет, что пойменные леса обычно считаются интразональными образованиями, однако в долине Урала они показывают ясную зависимость от смен ландшафтных зон. Лесные формации и типы лесов, а также травянистый покров оказываются специфическими в пределах поймы реки для каждой из ландшафтных зон.

Но не следует сказанное этим автором понимать в том смысле, что зональность долины Урала повторяет широтную зональность. Нижнее течение этой реки почти целиком расположено в пределах безлесных полупустынь и пустынь Прикаспийской низменности, в пойме же Урала растет лес. Характерно, что древесные породы состоят из типичных долинных видов: ивы, осокоря, белого тополя, вяза (см. также: Мартынова, 1952; Четыркина, 1953).

И в данном случае речь идет лишь о зональности в пределах поймы, которая может следовать в какой-то степени за общей ландшафтно-географической зональностью, но лишь в пределах той же пойменной изменчивости. Это подтверждают Л. В. Арнольди и Д. М. Штейнберг (1952), говоря, что пойма Урала с ее мезофильной и гигрофильной растительностью весьма резко отличается от окружающего степного и пустынного ландшафтов и несет некоторые черты азонального характера... Растительность поймы состоит из древесных пород — пойменного леса, уремы и травянистых форм по заливным лугам.

Е. А. Агелеутов (1964) пишет, что в пределах Прикаспийской низменности Урал протекает через комплексные белополынно-злаковые полупустыни на светло-каштановых почвах и чернополынники на солонцах, а южнее — через полынные и солончаково-полынные пустыни на бурых почвах. Эти изменения, естественно, оказывают влияние на формирование растительных сообществ поймы, хотя она сохраняет своеобразные черты, присущие долинам рек.

Ф. Н. Мильков (1953), говоря о степном Заволжье, высказывает мнение о закономерной связи между географией пойменных лесов и интенсивностью аллювиального процесса. Причиной безлесия верхнего, а отчасти и среднего течения крупных степных рек является сокращение длительности весеннего половодья и вырубка лесов человеком. После кратковременного половодья уровень воды в верховьях быстро падает и пойма оказывается в межень приподнятой на большую высоту над урезом воды; вместе с этим и грунтовые воды уходят на большую глубину. Все это понижает лесопригодность пойм в верхнем течении рек.

Теми же причинами — ослаблением интенсивности аллювиального процесса, вырубками — Ф. Н. Мильков объясняет и безлесие долин малых степных рек. Леса по второстепенным притокам Урала сохранились лишь вблизи устья, т. е. там, где высота и длительность паводка реки возрастают вследствие подпора водами Урала. Размещение лесов по поймам малых степных рек обнаруживает зависимость также и от строения долины, в частности, от ширины поймы.

Одной из главных причин безлесья пойм рек в зоне пустынь и полупустынь этот автор считает засоленность пойменных почв.

Термин «зональность» используется в литературе подобным образом (т. е. в смысле внутреннего районирования долины) не только при характеристике продольного профиля речной долины, пересекающей меридионально различные ландшафтно-географические зоны, но очень часто и для характеристики природных явлений по поперечнику поймы.

А. П. Шенников (1919), выделяя разные части поймы по поперечнику (приречная, средняя, приматериковая), называл их зонами. Эта терминология сохраняется и по настоящее время (Марков, 1955а; Соловьева, 1968; и др.). С. О. Илличевский (1926) под «зонами» понимает полосы растительности, которые тянутся в долинах больших рек, вдоль течения и т. д.

Подобное деление речной поймы по ее поперечнику на отдельные зоны имеет очень широкое распространение и может вызвать возражение лишь с чисто формальной, терминологической стороны. Возражения возникают лишь в том случае, если подобная трактовка термина «зональность» используется в дискуссии: зональны или азональны поймы и их биоценозы. В этом случае такая постановка вопроса не соответствует существу дискуссии.

Под зональными явлениями ниже везде понимаются явления, свойственные только ландшафтно-географическим или широтным («горизонтальным», «географическим») зонам и генетически связанные с характерными для широтной зоны междуречными (плакорными, водораздельными, материковыми) типами ландшафта, т. е. собственно тундрой, лесотундрой, тайгой и т. д.

Чтобы избежать беспредметной дискуссии в будущем, целесообразно исключить в отношении внутреннего деления (районирования) речных долин использование термина «зональность».

Неоднозначно в литературе и понятие азональности. Географы под азональностью понимают распределение какого-либо явления вне причинной связи с зональными особенностями данной территории. Основную группу азональных явлений, согласно их взглядам, составляют явления, полностью или в значительной мере обусловленные внутренними силами Земли: геологическая структура, вулканизм, землетрясение, рельеф (Краткая географическая энциклопедия. Т. 1, 1960; Энциклопедический словарь географических терминов, 1968; и др.).

Ф. Н. Мильков (1960) к азональным относит ландшафты, у которых в силу местных условий зональные воздействия проявляются слабо, а также пойменные ландшафты.

Почвоведы под азональными понимают незональные почвы как переходные образования между горными породами и собственно почвами, в которых горная порода еще мало заменена почвообразованием (Краткая географическая энциклопедия. Т. 1, 1960).

Это своеобразное (и терминологически не дословное) понимание термина «азональность» как переходного состояния идет от Н. М. Сибирцева (1895). Использование этого термина для характеристики

переходных, неполных явлений, между тем, было явно неудачным и повлекло в последующей литературе его двоякое понимание*.

Нельзя не учитывать и того, что Н. М. Сибирцев, говоря об азональных почвах как неполных или недоразвитых, которые стоят на рубеже между собственно почвами и горными породами, вкладывал в это понятие и прямой физико-географический смысл, характеризуя им явления, не приуроченные к определенным зонам.

Геоботаники под азональной растительностью понимают растительность, которая нигде и ни при каких условиях не образует собственной зоны, а встречается включениями в зональной растительности и притом может наблюдаться в любой зоне. Речь здесь идет, следовательно, о своеобразной растительности, не имеющей генетических аналогов в зональных фитоценозах.

Но эта точка зрения опять же разделяется не всеми геоботаниками. Так, вслед за Н. М. Сибирцевым и некоторыми почвоведами, Л. В. Шумилова (1962) считает, что термин «азональный» в геоботанике может быть приложим лишь к временным зарослям или временным ценозам, находящимся в начальных стадиях сингенеза, которые В. Н. Сукачевым (1938) рассматриваются как «невыработавшиеся». Что же касается остальной луговой растительности пойм, пишет Л. В. Шумилова, то здесь мы имеем обычно выработавшиеся сообщества, представленные наиболее типично выраженным классом формаций настоящих лугов, отнюдь не соответствующих понятию неполноты или азональности в смысле Сибирцева. Будучи эдафически обусловлены, пойменные луга подходят, по мнению Л. В. Шумиловой, под понятие интразональности зональных сообществ.

Отрицая правомочность использования термина «азональность» в обычном, прямом его смысле, Л. В. Шумилова (1962, с. 104—105) использует между тем понятие «незональный». Она пишет также, что термин «азональный» является синонимом к «незональный» и, по существу, включает в себя понятие интра- и экстразональный. Поэтому употребление его в ботанической географии параллельно с последними терминами вряд ли целесообразно (Шумилова, 1960, с. 173). Эти примеры лишь подтверждают факт большой несогласованности в использовании и трактовке терминов.

Ниже под термином азональность понимаются незональные природные явления, выделяемые в противоположность зональным или широтно-географическим. Такие азональные явления в пределах той или иной зоны могут испытывать на себе влияние зональных факторов, но это влияние представляет частность, не нарушающую исходного своеобразия или сущность азонального явления в целом, широко распространенного на земле и не связанного с какой-либо определенной зоной.

---

* Возможно, именно по этой причине и В. В. Алехин (1951) отказался от использования термина «азональный», заменив его в более поздних работах термином «интразональный».

Если в термин «азональный» вкладывать только дословный смысл, т. е. «незональный», и применять его как антитезу зональным явлениям, то для всяких переходных «невыработавшихся», неполных, недоразвитых, по сути дела частных явлений, необходимо другое наименование. Характерно, что В. В. Докучаев именовал поймменные почвы «анормальными», т. е. не типичными, столько же принадлежащими геологии, как и почвоведению. Он утверждал, что со временем они могут стать настоящими почвами (дискуссию по этому термину см.: Сибирцев, 1895; Глинка, 1931; Неуструев, 1930).

Нет общего мнения в литературе и в отношении термина «интразональный». Согласно географической энциклопедии, под интразональностью следует понимать распространение какого-либо явления природы в виде отдельных участков, образующих закономерные вкрапления внутри одной зоны или пересекающих несколько смежных зон. Интразональность при этом рассматривается как частный случай азональности. Например, интразональная растительность, которая нигде не образует самостоятельной зоны, а встречается лишь включениями в некоторых растительных зонах (в отличие от азональной растительности, встречающейся во всех зонах).

Основной различительный признак между азональной и интразональной растительностью, заключающийся, по мнению ряда авторов, в широте распространения (азональная — во всех зонах, интразональная — лишь в некоторых), другими авторами не признается.

Ф. Н. Мильков (1960), высказывая сходную точку зрения, пишет, что существует вместе с тем взгляд на интразональную почву и растительность в широком смысле, как на почвы и растительность, в силу местных причин отклоняющихся от зонального типа. В этом случае, добавляет он, понятие интразональности включает в себя и экстразональную и азональную растительность.

Н. М. Сибирцев (1895), выделяя класс интразональных почв, писал, что они получаются там, где различные частные и местные почвообразователи обособляются и доминируют над общими зональными.

В этом же смысле толкует этот термин Л. В. Шумилова (1962). Под «интразональными» она имеет в виду те сообщества, которые возникают в неплакорных условиях, обусловлены местными эдафическими факторами и никогда не связаны в своем географическом распространении с плакорами определенной климатической и растительной зоны, т. е. нигде не являются зональными. Основные различия в сущности зональных и интразональных сообществ этот автор формулирует следующим образом. Зональная растительность в своих самых общих, основных чертах определяется климатом данной зоны, а значение местных факторов сказывается в мелких деталях (т. е. в образовании ассоциаций и групп ассоциаций), интразональная же растительность, наоборот, в своем общем характере отражает влияние местных факторов как ведущей причины ее возникновения,

а зональный климат придает ей известный оттенок, обеспечивая образование тех или иных неографических групп сообществ.

При изложении этих взглядов Л. В. Шумилова дискутирует с Н. Я. Кацем, но в этой дискуссии также проявляется существующая нечеткость в терминологии. Н. Я. Кац (1948) считает, что взгляд на болота как на «интразональное» явление для тундровой и отчасти для хвойной зоны должен быть решительно оставлен, так как болота и торфяники представляют здесь такое же зональное явление в плакорных водораздельных условиях, как и тундры и леса, а иногда играют даже бо́льшую роль в ландшафте водоразделов. Эту же точку зрения разделяют В. В. Ревердатто и Г. В. Крылов (1964), которые полемизируют с Л. В. Шумиловой (1962), отнесшей все болота Западной Сибири к интразональной растительности. Возвращаясь к доводам Н. Я. Каца, можно видеть, что в основу определения, зональны или интразональны болота и торфяники, он брал их удельный вес в пределах зоны. Если болот много, значит они характеризуют зону в целом и, следовательно, они зональны. Болота, согласно взглядам этого автора, зональны в тундре и отчасти в лесной зоне. А где-нибудь в лесостепи и степи они не зональны (очевидно, интразональны), так как имеют островное распространение.

Такая точка зрения не вскрывает, между тем, сущности явления зональности и интразональности.

Нередко под интразональностью авторы понимают именно азональность. Так, Б. Б. Полынов относил пойменные почвы к интразональным, имея в виду при этом, что они обязаны своим генезисом специфическому долинному почвообразованию (см. Добровольский, 1958). Это находит отражение и в тех работах, где одни и те же авторы в одном месте работы пишут о сочетании в речных поймах интразональных и зональных явлений, а в другом — о сочетании зональных и азональных явлений (Алехин, 1951; Сметанин, 1963).

Имеется и еще одна трактовка термина «интразональность»: противопоставление несходства природы на разных отрезках внутри самой долины явлению интразональности, как будто последнее понятие постулирует единообразие и сходство природы речной долины на всем ее протяжении.

Подобное ошибочное толкование термина «интразональный»* встречается в литературе нередко. Например, Л. В. Арнольди и Д. М. Штейнберг (1952) пишут, что хотя пойменные леса принято считать интразональными группировками, но по Уралу смена разных лесных комплексов с севера на юг выступает весьма отчетливо.

Очевидно, так же понимал явление интразональности и А. П. Шенников, когда писал об отсутствии интразональных типов лугов в пойме. Наиболее приближаются к интразональности, по А. П. Шенникову, длиннокорневищные луга на песчаных приречных наносах, приречно-зональные, но и они в лесостепных и степных районах представлены климатическими вариантами, а в южных пустынях замещены лугами из гигантских злаков.

---

* В некоторых работах так же толкуется и термин «азональный». Ф. Н. Мильков (1960) пишет об относительном характере понятия азонального ландшафта и его отдельных компонентов. Как ни своеобразны, например, пойменные ландшафты, но и их природа изменяется при движении с севера на юг. Вследствие этого, заключает Ф. Н. Мильков, некоторые исследователи высказывают сомнение в законности выделения азональных ландшафтов и азональных компонентов, считая зональными все ландшафты со всеми компонентами (см. также: Четыркина, 1952).

Под интразональностью ниже понимаются различные природные явления, расположенные внутри той или иной зоны (буквально внутризональные).

Интразональные явления при классификации большинством авторов ставятся в тот же классификационный ранг, что и зональные явления. Так, А. Г. Воронов (1963а) пишет, что в пределах каждой зоны мы можем выделять ландшафты зональные, интразональные, экстразональные. Характерно также положение цитируемого автора, что между интразональными ландшафтами и фитоценозами, с одной стороны, и азональными ландшафтами и фитоценозами, с другой — принципиальных различий нет.

В литературе противопоставление зональных и интразональных явлений как антиподов одного классификационного ранга весьма обычно (Алехин, Кудряшов, Говорухин, 1961; Роднянская 1962; Шубаев, 1966).

Про типы ценозов, которые наиболее полно отражают условия лишь одной определенной зоны или пояса (на равнине или в горах), говорят, пишет П. Д. Ярошенко (1953), что они являются зональными. «Но бывают и такие типы ценозов, которые встречаются в нескольких зонах. Например, солончаковая растительность встречается в зоне пустынь, в зоне полупустынь и в зоне степей. Травяные болота встречаются во всех зонах и поясах от пустынь до альпийских высот и тундры. Про такие типы ценозов говорят, что они интразональны».

Противопоставление интразональных и зональных явлений на наш взгляд, неправильно. Антитезой зональности может быть только незональность (т. е. азональность.) В то время как зональность и азональность характеризуют качественное своеобразие явлений, интразональность — лишь его топографию.

Понимание термина интразональность только в смысле пространственного размещения природного явления снимает многие другие дискуссионные вопросы, которые неизбежны, если под этим понимать явления иного характера, вроде замечания П. Д. Ярошенко (1953), что «интразональными могут быть лишь крупные единицы растительности, совершенно же одинаковых ассоциаций в различных зонах обычно не бывает» (см. также: Ревердатто, Крылов, 1964).

Интразональными в пределах различных зон могут быть как азональные явления, так и зональные (например, принадлежащие другой зоне). Экстразональные виды, таким образом, также интразональны.

Интразональность в отношении зональных и азональных явлений (и как частное значение этого — экстразональность) широко распространена в природе и характеризует одно из свойств размещения биологических явлений, их широкую приспособленческую амплитуду и вагильность.

Наряду с термином «интразональный», используется также и термин «интерзональный» (Кац, 1948; Беклемишев, 1956; Кузякин, 1962; и др.). Судя по содержанию работ, авторы вкладывают в него то же понятие, что и «интразональный».

Термин «интерзональный» (буквально межзональный) между тем не является синонимом «интразонального» (внутризонального) и его наиболее уместно относить к природным явлениям переходного характера, например межзональным связям, и др.

Широко используется в специальной литературе термин «экстразональный». Приведем определение его, данное Л. В. Шумиловой (1962). «Ряд сообществ, являющихся зональными в какой-либо части суши, может образовывать изолированные ареалы за счет формирования их за пределами свойственной им зоны, под влиянием местных эдафических или микроклиматических условий. Такие сообщества, вкрапленные в фон какой-то иной зональной растительности, рассматриваются как экстразональные» (с. 100).

Об экстразональности ряда типов растительности в пойме пишет А. П. Шенников (1941, с. 438). Он приводит пример с климатически-зональными типами растительности, которые встречаются и в соседних климатических областях, в виде экстразональных климатических вариантов. Например, степные типчаковые луга встречаются экстразонально и в южной лесной области; лугомятличные, но не остепненные мелкотравники встречаются и в лесной области, щучники — в лесной и лесостепной, в соответствующих климатических вариантах и т. д.

Экстразональность — это частный термин, относящийся к видам-эмигрантам. Виды считаются экстразональными по отношению «своей» зоны, но в пределах «чужой» зоны и по отношению к ней по своей топографии они интразональны.

Мы сталкиваемся в литературе и с полным отрицанием некоторых терминов, рассматриваемых выше. Так, Н. А. Солнцев (1960) пишет, что «биоценозы, конечно, всегда зональны» и «биогенные компоненты во всех случаях будут зональные». Исходя из этого, он считает применяемые геоботаниками термины — «зональная», «интразональная» и «экстразональная» растительность — глубоко ошибочными, неправильно отражающими природные свойства растительного покрова.

О том, что введение термина «азональность» не вскрывает каких-либо закономерностей, не вносит никакой ясности и не придает понятию определенности, почему от него и следует отказаться, писал Г. Д. Рихтер (1965)*.

Биологи с такими возражениями не могут согласиться. Если например, типично степной, ландшафтный и фоновый для степи вид насекомого обнаружен в таежной зоне, почему его нахождение здесь нельзя квалифицировать как экстразональное по отношению его

---

* Среди географов нет в отношении азональности единого мнения. Не вдаваясь в дискуссию, укажем, что на противоположной позиции, признающей наличие на земле азональных факторов, стоит А. Г. Исаченко (1965, с. 91), который пишет, что азональность такая же всеобщая географическая закономерность, как и зональность. Нет такого участка земной поверхности, природа которой не зависела бы от азональности, не обладала бы теми или иными азональными чертами (см. также: (Калесник, 1955; Монахова, 1946).

исходного степного обитания и интразональное в отношении таежной зоны?

Зональная схема не удовлетворяет полностью задач биогеографии (Горшенин, 1967; Чернов, 1968; Зольников, 1959). Наряду с зональными в природе широко распространены незональные явления. Это касается, в частности, и животных. Если все биоценозы зональны, то к какой зоне можно отнести, например, многие широко распространенные биоценозы речного потока? Не все виды фауны могут быть отнесены по своим адаптациям к той или иной ландшафтно-географической зоне и причислены к ландшафтным биоценозам, свойственным местным плакорам конкретной зоны. Среди животных, как и среди растительности, имеются азональные виды. Имеется также и много эвризональных видов, одинаково свойственных ряду ландшафтно-географических зон (например, амфибиотические формы).

Как было показано, противоречивость точек зрения некоторых авторов о положении долинных комплексов в системе зональных типов ландшафтов объясняется отчасти неточностью используемой терминологии и разным пониманием или неодинаковым толкованием одних и тех же терминов. Рассмотрение этого вопроса освобождает от необходимости вести дискуссию по ряду точек зрения. Это касается, например, отнесения некоторыми авторами речных долин к категории интразональных, что, как мы видели, недостаточно и не характеризует сущность рассматриваемого вопроса. Дискуссионность его вовсе исчезает, если термин «интразональность» понимать в дословном его значении и характеризовать им лишь пространственное расположение природного явления.

Нет необходимости дискутировать и с авторами тех работ, в которых обосновывается зональность пойменных ландшафтов и их ценозов, но речь идет лишь о несходстве пойм в пределах речной долины. Этот вопрос касается собственно районирования самих речных долин (Максимов, 1972).

В литературе имеется и принципиальное отстаивание взгляда на речные долины как на зональный тип ландшафта. Например, А. П. Кузякин отнес долины к лесолуговой зоне. Остается дискуссионным и вопрос о зональности речных долин, как это понимают некоторые географы, относящие долины к тем широтным зонам, в пределах которых данный участок долины находится (см. выше обзор работ Л. С. Берга, Н. А. Солнцева). Требуют обсуждения и взгляды об азональности речных долин и о сочетании в долинах азональных и зональных явлений.

АЗОНАЛЬНЫЙ ХАРАКТЕР РЕЧНЫХ ДОЛИН И ИХ БИОЦЕНОЗОВ

Предварительные замечания. Дискуссия о ландшафтно-географическом положении речных долин и их комплексов ведется давно, но она по-прежнему остается актуальной. Нерешенность этого во-

проса не может способствовать успешной разработке биологии речных долин. Это особенно проявляется у биологов при зонально-географических анализах. Различие взглядов в литературе на самостоятельность долинных ценозов позволяет и авторам конкретных работ идти различными путями при зональной биологической характеристике пойменных ценозов.

В целом в биогеографической литературе мало работ, выделяющих и дифференцированно характеризующих обитателей речной долины*.

Вслед за некоторыми географами и многие зоологи не дифференцировали ценозы речных долин. При характеристике зональных типов фауны или зональной структуры населения животных как следствие такого положения в эту характеристику часто включаются и пойменные обитатели. В подобных работах характеристика видового состава той или иной группы, ее обилие и распределение, фенология и другие особенности даются по ландшафтным зонам, без учета того, что сборы животных описываемой группы проводились в различных ландшафтно-географических условиях, в том числе, нередко, а может быть и исключительно, в пойме местной реки. Пойменные сборы объединяются в этом случае со сборами междуречий и ими характеризуется природа широтной зоны. Зональна или незональна речная долина, этот дискуссионный для других вопрос игнорируется, и долинные ценозы относятся к тем зональным комплексам, в пределах которых данный участок долины находится.

В других случаях районы обнаружения вида в конкретной ландшафтно-географической зоне приводятся в литературе без уточнения его находки именно в долине реки, и границы распространения в этом случае проводятся нередко через зональное междуречье, связывая периферийные точки нахождения вида. Бывает и так, что материал, относящийся только к пойме (например, заготовки пушного вида, живущего только в долине), экстраполируется на весь район, территория которого занимает обширную площадь междуречья.

Другим следствием дискуссии, характеризующим нерешенность обсуждаемого здесь вопроса, является исключение некоторыми авторами данных о долинных биоценозах при зонально-географических анализах.

В качестве примера сошлемся на статью К. С. Ходашевой (1966), в которой рассматриваются особенности структуры населения наземных позвоночных и их динамика в различных ландшафтно-географических зонах европейской части СССР. Автор подчеркивает, что обзор касается ландшафтных видов животных. Речные долины, с которыми связаны чаще всего именно неландшафтные виды данной зоны, как правило, исключаются автором из обзора вовсе.

---

* Для основоположников русской зоологии (например, Н. А. Северцова, 1950; Богданова, 1871; и др.) этот вопрос не был спорным. Так, рассматривая распространение животных в Поволжье, М. Н. Богданов (1871) выделял речные долины (урема, луга, болота и реки) в особую географическую категорию.

Характерный пример этого — работы по зоогеографическому районированию территории, в которых речные долины самостоятельно не рассматриваются (Кузнецов, 1950; и др.). Несходна в литературе и оценка зональной принадлежности отдельных видов животных, которые чаще всего как раз и обитают в речных долинах.

Можно привести и много других примеров, которые подтверждают нерешенность общего вопроса о положении речных долин в системе зональных типов ландшафтов. Так, Н. А. Гладков (1958) ревизует известное положение об увеличении числа особей вида на севере по сравнению с более южными зонами, но в анализ фауны птиц по зонам включает и данные о поймах рек. Долины южных рек Урала и Днестра, характерные большой насыщенностью ценозов, служат Н. А. Гладкову доводом против бытующего представления о большей численности особей на севере по сравнению с более южными зонами. Но насколько правомочен такой подход? Уместно ли материалы по долинам рек включать в сравнительно-зональные анализы? Ответ на этот вопрос также зависит от общего решения обсуждаемого вопроса: зональны или незональны речные долины и их комплексы.

Все это говорит о недостаточном внимании биологов (особенно зоологов) к проблеме речных долин и об отсутствии направленности в разработке вопросов долиноведения. Обсуждаемый вопрос приобретает большое принципиальное значение и от его решения зависит методика биогеографических исследований и общая оценка результатов этих работ.

Ландшафтно-географическое своеобразие речных долин. Речные долины занимают своеобразное географическое положение, не подчиняясь общему принципу широтной или поясной зональности. Последнее надо понимать в том смысле, что черт генетического единства и физико-географической общности между отрезками речной долины, расположенными в разных географических зонах, всегда больше, чем между отрезками речной долины и соответствующими им зональными материковыми ландшафтами. Независимо от того, в какой зоне речная долина находится, ей присущи общие, типичные для всех долин особенности. Ее различия по продольному профилю варьируют в пределах этого типа.

Поэтому нельзя согласиться с Н. А. Солнцевым (1960), причисляющим речные долины к зональному типу ландшафтов. В доказательство этого положения автор берет в пример дельты крупных рек. Он пишет, что дельты, будучи сходными по генезису, в разных широтных условиях дадут совершенно разные зональные типы дельт. Такова тундровая дельта Печоры, лесная — Северной Двины, полупустынная — Волги и пустынная — Амударьи.

Между тем в этом примере идет речь лишь о несходстве дельт разных рек между собой, что зависит от их географического положения. Но дельты, где бы они ни были, везде сохраняют общие черты, совершенно отличные в физико-географическом и природном отношении от зональных междуречий, о чем еще писал С. И. Коржинский (1882). В разных географических условиях зональные особенности

климата накладывают отпечаток на местные дельты, но эти локальные условия не могут изменить самого существа дельты и нарушить их цельности. Дельты как физико-географическое явление очень своеобразны и имеют единые внезональные черты, которые остаются однотипными, независимо от их географического положения. Дельты могут располагаться в любой зоне, но они не являются производными этой зоны. Влияние ландшафтной зоны может распространяться на огромный отрезок речной долины, между тем дельты имеют всегда более узкое территориальное распространение, представляя собой как и вся долина, продукт речного потока.

Своеобразие дельт как типа ландшафта подчеркивается общностью; независимо от географического положения, многих черт их биоценозов, на что обращалось внимание в литературе.

В биологической картине речных дельт, пишет В. И. Жадин (1950), несмотря на различия их географического положения и господствующих там экологических условий, имеются весьма основательные черты сходства, дающие закономерное основание считать дельты особой категорией водоемов. Прежде всего в дельтах рек СССР фауна состоит из двух резко отличающихся фаунистических комплексов: речного и реликтового. В разных реках как речной комплекс, так и реликтовый могут быть представлены разными систематическими группами разного генезиса, но наличие этих двух комплексов в каждой дельте является правилом.

Второй характерной чертой дельт, по В. И. Жадину, можно считать не просто наличие в них двух фаунистических комплексов, а закономерный стык этих комплексов — господство на одних биотопах реликтового комплекса (как по видовому составу, так и по биомассе), а на других — речного. Поскольку разные реликтовые виды имеют неодинаковую экологическую физиономию, то наблюдается проникновение реликтовых видов в речные биоценозы.

В. Г. Гептнер (1936), рассматривая орнитологическую фауну водных биотопов южной полосы, обратил внимание на чрезвычайную разбросанность ее отдельными колониями по устьям рек. Он пишет об этой концентрации птиц, как об одном из наиболее редких примеров как бы независимого существования резко специализированной фауны в зоне, занятой фауной, совершенно ей чуждой, в данном случае степной и пустынной. В. Г. Гептнер подчеркивает очень большое сходство этой фауны на больших расстояниях. Так, фауна устья Дуная очень близка к фауне Балхаша и устья Сырдарьи, тогда как лесная или пустынно-степная фауна на этом протяжении претерпевает сильные изменения и, добавим, совершенно иная, чем в речной дельте (см. также: Федоренко, 1966).

О большой общности орнитофауны низовий Дуная, Днестра, Днепра и Волги (при наличии у них своеобразных черт, связанных с зональным окружением) пишет Л. Ф. Назаренко (1966).

Речные долины занимают интразональное положение, они свойственны всем зонам, внедряясь в них и пересекая их узкой лентой в различных направлениях.

Среди ландшафтно-географических зон речные долины представляют очень сложную, разветвленную и в то же время связанную между собой единую систему ландшафтов. Они четко обособлены в физико-географическом отношении и резко контрастируют по своей морфологии с окружающими материковыми типами местности. Речные долины в качестве своеобразной физико-географической категории выступают как результат работы русловых водных потоков, которые расчленили поверхность суши и выработали эрозионные долины (Шанцер, 1951).

Будучи производными речного потока, рассекая глубокими террасами поверхность суши, долины рек имеют единую преемственность в своем развитии, изменяясь по продольному профилю от неразработанных долин в верхнем течении до широких пойм и дельт в нижнем. Своеобразные условия, факторы и пути генезиса речных долин не имеют ничего общего, за частным исключением*, с генезисом широтных зон, который проходил в иных условиях и с другими ведущими факторами.

Постоянно меняющий направление, блуждающий речной поток приводит к большой изменчивости долинного ландшафта, к его непрерывной и глубокой перестройке. Речные долины постоянно омолаживаются, в них всегда можно наблюдать как самые начальные стадии формирования рельефа и развития биоценозов, так и древние, которые ожидает того же направления трансформация. Морфология зональных междуречий несет черты большей древности и стабильности. Основные фазы их формирования уже́ минули и современная их изменчивость (если не говорить о преобразующей деятельности человека) не столь глубокая, как в долинах.

Специфичны для речных долин и не имеют аналогов среди зональных типов ландшафтов гидрологические особенности: весенне-летние половодья, дождевые и ветровые паводки. Все авторы едины в признании азональности таких явлений, как аллювиальность и поемность, а ~~они-то как раз и характеризуют~~ речную долину. Поемность и аллювиальность, которые относятся А. П. Шенниковым (1941) к главнейшим и наиболее специфичным природным внешним факторам жизни луга в пойме, накладывают свой отпечаток на все другие внешние факторы и на пойменные ценозы.

При решении вопроса о положении речных долин в системе ландшафтно-географических зон приходится учитывать, что эта проблема в значительной степени также и экологическая. Ежегодные разливы, часто затапливающие пойму на очень продолжительный период, стремительные потоки весенних вод создают в пойме специфическую обстановку, формируют характерную архитектонику и своеобразие биотопов, определяют крайнюю динамичность пойменных явлений и своеобразный здесь комплекс условий существования долинных биоценозов, не имеющий аналогов на междуречьях.

Единство речных долин проявляется в большой синхронности разливов на всем продольном профиле долины.

Так, при значительной протяженности долины Оби годы продолжительных и высоких весенне-летних половодий проявляются синхронно в верхнем, среднем и нижнем течении. Если исключить данные по Каменско-Сузунской пойме, где характер разливов в последние годы сильно изменился из-за подпора воды Новосибирским водохранилищем, то по остальным 8 пойменным участкам (Барнаул, Колпашево, Каргасок, Александрово, Сургут, Октябрьское, Мужи и Салехард) особенно длительные разливы наблюдались чаще всего в одни и те же годы: 1938, 1941, 1947, 1954, 1958, 1961, 1966. Короткие разливы —

---

* Например, те участки зональных междуречий, в формировании которых играли роль древние потоки палеорек.

в 1940, 1945, 1953, 1955 и 1956, 1963 гг.— также отмечались на всем протяжении речной долины.

Сказанное касается и высоты стояния полых вод в пойме. Высокие разливы наблюдались в Обской пойме синхронно на всем ее протяжении в 1937, 1941, 1947, 1958, 1961, 1966 гг. (Максимов, 1963; Максимов, Николаев, 1963; Максимов, Мерзлякова, 1972).

С влиянием разливов связана общность течения многих явлений на всем протяжении речной долины в пределах всех зон. Изменение одного из элементов природного комплекса в одной из частей Обского бассейна, как справедливо пишет Б. Г. Иоганзен (1963), сразу же отражается на всем бассейне.

Учитывая черты физико-географической общности и цельности речных долин, их специфического генезиса, присущего только этому типу ландшафта, никак нельзя согласиться с К. И. Фаткиным (1952, с. 103), что «нигде пойма в целом не формирует вполне оригинального, свойственного только ей ландшафта, который давал бы право отнести его к разряду незональных образований, не встречающихся в пределах водораздела данной или сопредельной зоны».

В последующем тексте своей работы К. И. Фаткин не столь категоричен в отстаивании тезиса об отсутствии в пойме оригинальных, свойственных только ей ландшафтов. Несмотря на общую зональность пойменного ландшафта,— пишет этот автор,— степень зональности отдельных частей поймы различна: наиболее зональной, т. е. тяготеющей к водораздельным ландшафтам, оказывается центральная часть поймы, тогда как прирусловая и притеррасная части характеризуются развитием ландшафтов, испытывающих весьма незначительное влияние зоны.

Еще в большее несоответствие со своим первоначальным выводом К. И. Фаткин входит, когда в другой своей работе касается плавневых участков поймы. «Если ежегодное отложение мощного наноса в прирусловой части,— пишет он,— вызывает формирование своеобразных, легких по механическому составу почв, растительных сообществ и т. д., азональных по своей природе, то длительное и высокое стояние воды в депрессиях приводит в некоторой мере к аналогичным результатам. Образующиеся здесь почвы и растительность гигроморфного ряда, как и в первом случае, в корне отличны от водораздельных черноземов и степной флоры. Правда, они разнятся и от прирусловых образований, ибо их можно отнести, скорее, к производным интразонального процесса. Однако как аккумуляция, приводящая к выработке азональных черт (разрядка наша.— *А. М.*) в ландшафте, так и поемность со свойственными ей элементами интразональности едины в своем воздействии на природу плавней: как первая, так и вторая вносят в нее элементы чужеродности, ослабляя влияние зональных (главным образом климатического) факторов. Указанное единство создает возможность условного объединения понятий азональности и интразональности как следствий одинаково направленных процессов». Исходя из этих соображений, К. И. Фаткин противопоставляет друг другу только два основных противоположно направленных фактора, формирующих современный облик плавневого ландшафта: гидрологический (аккумулятивно-пойменный) азональный и климатический зональный. Автор заключает, что наиболее азональными следует считать прирусловые и депрессионные области плавней, причиной чего служит, в первом случае, увеличенное значение аккумуляции, во втором — поемности (Фаткин, 1951, с. 91—94).

В противоречие своего вывода о зональности поймы К. И. Фаткин приводит, таким образом, убедительное доказательство наличия в пойме многих азональных черт, определяющих своеобразие пойменного ландшафта.

И дело не только в отличительных чертах генезиса речных долин, но и в очень самобытном, характерном типе местности, совершенно не сходном с зональными типами ландшафтов (рис. 2). Речную долину никогда нельзя спутать ни с одним зональным типом



Рис. 2. Типичный ландшафт речной поймы (сегментно-гривистый тип) в период разлива. Фото автора.

местности независимо от того, где вы находитесь: в тундре, лесотундре, тайге, лесостепи, степи, в пустыне или в горах.

В биогеоморфологическом отношении речные долины и лежащие рядом плоские водоразделы, пишет Ф. Н. Мильков (1953), составляют полную противоположность друг другу. В долинах — разнообразие жизненных условий, пестрота их в пространстве и изменчивость во времени. На плоских равнинных междуречьях — таково большинство водоразделов Русской равнины — жизненные условия сравнительно однородны, процессы преобразования рельефа протекают спокойно и незаметно, почвенный покров и растительность поражают своим однообразием, в климатических условиях отсутствует резкая дифференциация.

Нет ничего общего, помимо самого приближенного сходства, у долин рек и их варианта — речных пойм с лесостепной зоной, к которой их причисляет А. П. Кузякин. Генезис рассматриваемых ландшафтов совершенно различен. Если лесостепье является переходной зоной между тайгой и степью, то речные поймы являются не переходным, а исходно-первичным, особым типом местности. Представление о пойме как части лесостепи создается отчасти из-за сочетания в лесостепи и в пойме открытого типа лугов и леса. Но в пойме сенокосные луга размещаются чаще всего на размытых древних прирусловых валах рек и проток, которые по местоположению являются производным речного потока; на первых этапах

своего формирования они зарастали ивняком и другой пойменной растительностью, а в дальнейшем трансформировались в результате влияния разливов и деятельности человека.

Пойменный тип ландшафта характеризуется своеобразными геоморфологическими особенностями, в пределах которых выделяется много типов, из которых наиболее распространен сегментно-гривистый (Еленевский, 1936а), выражающийся в чередовании грив с понижениями (см. рис. 2). В этом типе ландшафта проявляется история блуждания речных русел.



Рис. 3. Обилие и характер размещения озер (затушеваны) на одном из участков поймы Оби.

Подобно прирусловым валам и гривам с историей речного русла связаны и характерные для поймы различные типы придаточных водоемов. Обращает на себя внимание их обилие в пойме (рис. 3). Так, на сравнительно небольшом промежутке поймы Оби, между г. Колпашево и с. Александрово Томской области, около 3 тыс. различных водоемов (Штауб, 1966).

Наличие в западносибирской лесостепи и в пойме Оби многочисленных озер не может служить доказательством общности лесостепи как зонального типа ландшафта с поймой реки, так как озера свойственны и другим ландшафтно-географическим зонам. Генезис и типология озер в пойме и лесостепи различны. Сходство западносибирской лесостепи с поймой Оби или Иртыша, заключающееся в гривистости местности и обилии озер, объясняется тем, что территория местной лесостепи на значительном протяжении служила ложем древних рек.

Пойменные озера несут следы последовательного отчленения и старения основного русла реки и связаны, следовательно, с характером и направлением водотоков. Наблюдается большое разнообразие пойменных озер по сравнению со всеми другими типами озерных котловин на междуречьях (Николаев, 1968). Их своеобразие и неравноценность объясняются, прежде всего, почти ежегодным заливанием весенними и летними половодьями.

Е. Ф. Гурьянова (1946), основываясь на гидробиологических материалах, выделяет в пресных водах 6 основных типов круговорота вещества, характеризующих динамику годового цикла жизни водоема. Пойменные водоемы среди них она выделяет в особую категорию. Для водоемов пойм в течение года (или нескольких лет) характерно чередование периода замкнутого, озерного типа круговорота с трохоидным речным типом.

Физико-географическое единство долин проявляется и в большой общности их природы. Эта целостность заметна не только в низовьях, о чем писалось выше, но и по всему продольному профилю долины. Своеобразием и единством экологических условий в речных поймах, резко отличающихся от окружающего ландшафта, объясняется тот факт, что в долине Днепра, протекающего через полесские, лесостепные и степные районы, нет резкой смены видов слепней по мере перехода из одной зоны в другую (Бошко, 1958). В пойме р. Чепцы С. И. Зарубин (1970) выделяет 40 ассоциаций травянистой растительности, 30 из которых — общие для всей поймы.

В пойме Оби из 25 видов мелких млекопитающих (мышевидных грызунов и насекомоядных) 10 видов (40%) характерны для верхнего, среднего и нижнего течения, остальные виды общие для верхнего и среднего или среднего и нижнего течений. Это единство пойменного ценоза подчеркивается и тем, что на 10 общих видов приходится по численности около 79% особей (по данным отлова). Эти виды следующие: мышь-малютка, красная полёвка, водяная крыса, темная полёвка, полёвка-экономка, обыкновенная, темнолапая, арктическая, средняя и малая бурозубки (А. С. Николаев, 1969).

Имеют много общих черт и долины крупных рек, которые находятся в разных географических зонах и на разных структурных элементах (Воскресенский, 1962). Такие обычные виды, как безостый костер, тимофеевка, мятлик и другие можно встретить в пойме Северной Двины и Печоры, на лугах близ устья Волги и Днепра (Кожевников, 1951).

Это единство проявляется у речных долин и в пределах разных континентов: Б. М. Миркин (1964а), основываясь на опубликованных материалах (Weaver, 1960), пишет, что, несмотря на большое видовое разнообразие пойменных лесов Миссури по сравнению с аналогичными лесами европейских рек степной и лесостепной полосы (Волга, Урал, Дон, Днепр, Кама, Белая), смена развития растительности пойменных лесов обнаруживает большое сходство. В поймах указанных рек также наблюдается смена ив осокорем, а осокоря вязом, который впоследствии сменяется липово-дубовым лесом.

Целостность биоценотических комплексов речных долин, по мнению В. Н. Беклемишева (1956), создается активно подвижными, мигрирующими видами. Нектические речные животные, в основном рыбы, являются сочленами не отдельных биоценозов речного русла, а более обширных архитектонических комплексов, в пределах которых совершают свои миграции. Такое же значение имеют и перелетные водоплавающие птицы, летающие вдоль речных путей и совершающие там остановки. Как и рыбы, они еще в большей степени переносят зачатки водных беспозвоночных и растений и, таким образом, способствуют объединению посещаемых ими архитектонических комплексов речных долин в единую систему.

Общности пойменных биоценозов способствует и деятельность самой реки, однотипно видоизменяющая рельеф и ландшафт долин на всем их протяжении (Воскресенский, 1962).

Признаки однородности биоценозов поймы, проявляющиеся на больших расстояниях и в пределах разных зон, подчеркивают также их единство и самостоятельность.

Своеобразие речных долин подтверждают также почвенные и геоботанические исследования.

Среди почвоведов, как известно, нет единого мнения о классификационной самостоятельности понятия пойменных почв. Наряду с представлением о луговых пойменных почвах как своеобразном явлении, обязанном своим генезисом характерному долинному почвообразованию (Полынов, 1909; Прасолов, Соколов, 1927; Плюснин, 1938, 1949), существует и точка зрения о нецелесообразности их выделения в самостоятельную классификационную категорию, поскольку они могут быть отнесены к обычным болотным и другим почвам (Глинка, 1931).

Критический обзор и анализ этого вопроса мы находим у Г. В. Добровольского (1958), который пишет, что дерновые луговые почвы обладают комплексом признаков и свойств, присущих только пойменным почвам и существенно отличаются от почв водораздельных. Для типичных пойм, ежегодно заливаемых полыми водами или незаливаемых сравнительно редко, Добровольский выделяет три типа почв: пойменно-дерновые, пойменно-луговые и пойменно-болотные. Эти типы почв он понимает как генетически тесно связанные взаимными переходами группы почв, развивающихся в общем процессе эволюции поймы. Пойменные почвы формируются на аллювиальных отложениях в условиях периодического затопления паводковыми водами. Поймам рек, согласно Г. В. Добровольскому, свойственна высокая интенсивность процесса почвообразования, обусловленная тем, что малый биологический круговорот элементов питания растений развертывается в поймах на таком отрезке геологического круговорота, где сосредоточен интенсивный перенос этих элементов, не удержанных в биологическом круговороте на водоразделах и террасах (Добровольский, 1957). Состав и свойства аллювия как почвообразующей породы в сильнейшей степени влияют на характер пойменных почв и в значительной степени определяют отличие их от почв надпойменных террас и водоразделов (Добровольский, Тюрюканов, 1962; Миркин, 1964б).

Пойменные почвы требуют особых приемов и методов освоения и использования (Шраг, 1954; Ковда, Добровольский, 1962; Добровольский, Лобутев, 1959).

Подтверждения своеобразия пойменных почв многочисленны в литературе. На примере плавней в степной зоне об этом пишет К. И. Фаткин (1951). По его словам, отложение взвешенного в воде материала и поемность приводят к образованию в пойме почв и растительности гигроморфного ряда, в корне отличных от водораздельных черноземов и степной флоры, вносят в пойму элементы чужеродности, ослабляя влияние зональных факторов (см. также: Шенников, 1941; Виленский, 1957; Сметанин, 1963; Зырин, Богословская, 1962).

Почвы пойм своеобразны уже хотя бы потому, что они формируются под влиянием условий, свойственных только пойме. Этот те-

зис о своеобразии нисколько не умаляется признанием большого влияния на пойменные почвы всего комплекса природных условий конкретной зоны. Об этом влиянии говорит С. П. Ярков (1945), указывая на различия пойменных почв в разных ландшафтно-географических зонах.

Поскольку пойменные почвы не имеют аналогов в зональных типах ландшафтов, есть все основания относить их к категории азональных. Нельзя в этом отношении не согласиться с американскими почвоведами, в классификации которых аллювиальные почвы получили ранг «большой почвенной группы», причем по отношению к ним употребляется эпитет «азональные» (Миркин, Ишбулатова, 1967; Thorp, Smith, 1949).

Флора и растительность речных долин. Сложная видовая структура пойменных ценозов по центрам происхождения и в экологическом отношении показана М. В. Марковым и С. А. Марковой (1955) при анализе флоры волжской поймы. Выяснено, что она состоит в основном из широко распространенных бореальных форм, заметное участие в сложении флоры поймы принимают сорные растения, часто поселяющиеся на местах с разрушенным естественным растительным покровом, и степные элементы. Последние представлены в пойме видами, далеко выходящими за пределы своего распространения на междуречьях степной зоны.

Основным биологическим типом флоры речной долины Донца (Зоз, 1956) являются гемикриптофиты, составляющие 51,7—62,3% флоры, в чем автор видит нивелирующее влияние климата; второе место в спектрах занимают терофиты и третье — геофиты. По количеству гемикриптофитов и геофитов И. Г. Зоз противопоставляет флору степи и дубравы как более сухую флоре поймы и второй террасы как более влажной.

Приведем данные С. И. Зарубина (1970), касающиеся флоры поймы р. Чепца. Ее слагают преимущественно бореальные виды. Их насчитывается 357 видов, т. е. 66,3% флоры поймы. Среди бореальных видов преобладают евроазиатские (40%) и голарктические (35,2%). Среднеевропейские виды составляют 13,1% от всей флоры поймы, степные составляют 8%, среди которых значительное количество евроазиатских (38,6%). Довольно заметны в пойме сорные и заносные виды (6,7%).

В экологическом отношении флора поймы р. Чепца, по тем же данным, носит мезофитный характер. Мезофитов насчитывается 260 видов (48%), гигрофиты составляют 26,8, гигромезофиты — 9,3% и т. д.

В геоботанической литературе существовало представление об отсутствии эндемичности среди растительности речных пойм. В. В. Алехин (1925, с. 15) писал, что во флоре поемных лугов «вряд ли можно найти хотя бы одно растение, не встречающееся и в других условиях... Флора лугов лишена оригинальных черт и является более бедной по сравнению с другими сообществами».

В той же работе, указывая на то, что на лугах почти нет редких, флористически интересных растений, а сама флора лугов в значи-

тельной степени не является самостоятельной, В. В. Алехин пишет, что все или почти все растения, произрастающие на лугах, можно встретить и во многих других сообществах. Так, всего на лугах р. Цны было отмечено около 370 видов и, по-видимому, почти все они, замечает В. В. Алехин, могут встречаться и на других местообитаниях: в степях, в лесах, на опушках и т. д.

«Если и встречаются некоторые растения, свойственные, по-видимому, только пойме, то это или растения прибрежных песков, или же растения прибрежно-водные, т. е. произраставшие в пойме и тогда, когда пойма была покрыта лесом» (Алехин, 1925, с. 19).

В работах, относящихся к 20-м годам, когда только приступали к детальному изучению и анализу биоценозов речных долин, В. В. Алехин говорил об отсутствии эндемичности флоры в поймах. Характерно, что он и тогда не настаивал категорически на своем выводе.

В работе, опубликованной в 1951 г., В. В. Алехин вновь возвращается к обсуждаемому здесь вопросу. Он при этом не отрицает известной оригинальности флоры поймы, ссылаясь на данные А. П. Шенникова о наличии в волжских лугах разновидностей различного таксономического значения, приуроченных исключительно к пойме (*Heleocharis eupalustris* v. *glaucescens*, *Ranunculus polyanthemus* v. *wolgensis*, *Genista tinctoria* v. *latifolia* и др.).

Необходимо оговориться, что в период, предшествующий исследованиям В. В. Алехина, в геоботанической литературе были указания, что хотя флора поймы и не своеобразна, но растительность, формирующаяся в пойме, характеризуется своеобразными чертами. Что эта флора представляет характерный комплекс форм, существование которых обусловливается наличием ежегодных весенних разливов рек, показал еще С. И. Коржинский (1888). Среди ее представителей по характеру распространения этот исследователь выделял две главные группы форм, к первой из которых он причислял 25 видов, свойственных собственно заливным лугам. К формам, местонахождение которых вне пойм носит более или менее случайный характер, С. И. Коржинский относит 17 видов растений. Они составляют специальную принадлежность флоры заливных лугов.

О том, что пойменная травянистая растительность сильно отличается от внепойменной, что здесь другой набор видов и экотипов, чем на междуречье, писал А. П. Шенников. Пойменные луга этот автор выделяет в особую категорию, так как «они по условиям местообитания и по растительности, и по хозяйственному значению, и по приемам луговодства — своеобразны и часто (но не все и не везде) резко отличаются от материковых» (Шенников, 1941, с. 301).

Вывод об отсутствии во флоре пойм оригинальных черт А. Д. Фурсаев (1934, 1937) считает мало обоснованным. Большинство исследователей при изучении пойм, пишет этот автор, рассматривали виды в их старом широком смысле и в связи с этим не находили в составе пойменной флоры оригинальных форм, свойственных только данному местообитанию. Учитывая литературные источники, он указывает на следующие формы, свойственные

только пойме Волги: *Gallium physocarpum* Led Ledebour, *Stachys wolgensis* Wilensk, *Eragrostis Kossinskyi* Roshev *Crepis tectorum* L. ssp. *astrachanica* (Stev.) H. Kraschen. и др.

Только в поймах и поемных местах встречаются *Plantago intermedia* Gilib, *Chenopodium Kliggraeffii* Aellen и др. Анализ флоры поймы нижнего течения Волги, выполненный А. Д. Фурсаевым, позволил ему выделить особые виды и формы *Roripa*, *Setaria*, *Bromus*, *Thalictrum*, *Agropiron repens* (L.) P. B., *Veronica langifolia* L. и др.

Накопившийся в результате более детального анализа материал, пишет А. Д. Фурсаев, позволяет говорить о наличии в поймах рек, в частности Волги, значительного числа эндемов.

Рассмотрим результаты обстоятельных исследований флоры, проведенных М. В. Марковым с сотрудниками в поймах Волги и Камы. М. В. Марков (1950) писал, что все без исключения виды, встречающиеся на заливных лугах, встречаются и вне поймы. Однако при последующих исследованиях этот вывод был уточнен. Подводя итоги многолетних наблюдений, М. В. Марков и С. А. Маркова (1955) приводят следующие данные о видовой структуре в пойме Волги и Камы (в пределах Татарии). Здесь встречены 483 вида сосудистых растений, что составляет 22,1% видов, указанных в пределах средней полосы европейской части СССР. Из 110 семейств, отмеченных в пределах средней полосы европейской части СССР, 72 (т. е. 65,5%) заходят в пойму. Если учесть, что в пределах Татарской АССР встречается примерно 1250 видов, то окажется, что 38,6% от этого числа было встречено и в пойме. Число видов, встречающихся исключительно в пойме, однако, очень невелико и не превышает 10.

К числу эндемических для поймы Волги видов М. В. Марков с сотрудниками отнесли *Equisetum wolgense* sp. n., *Eragrostis wolgensis* sp. n., *Eragrostis kossinskyi* Roshev, *Dianthus pratensis* M. B., *Rosa glabrifolia* C. A. M.; *Stachys wolgensis* Willensky; *Valeriana wolgensis* Kskw.

Некоторые из перечисленных видов в настоящее время вышли за пределы волжской долины и, относя их к эндемам поймы Волги, авторы показывают место их происхождения.

Обсуждая вопрос о явлении эндемизма речных долин, необходимо иметь в виду и крутые склоны речных долин, где создается благоприятная обстановка для развития эндемизма. Это связано, по Ф. Н. Милькову (1953), с разнообразием здесь форм рельефа, их подвижностью и динамичностью, различиями в увлажнении и экспозицией, пестротой почвенного покрова и выходом на поверхность разнообразных коренных пород. Здесь развивается наиболее богатая и оригинальная флора, насыщенная реликтами, эндемичными видами и формами. Такие известные центры реликтовой растительности, как жигулевский на Волге, северо-донской (Галичья гора, Морозова гора и др.) и поосокольский, в геоморфологическом отношении представляют собой крутые склоны долин, иногда просто обрывы, сложенные известняками или мелом. Они изобилуют, по словам Ф. Н. Милькова, редкими и «загадочными» видами.

И. Г. Зоз (1956) пишет о большой флористической обособленности растительности поймы, что находит свое подтверждение в биоспектре и коэффициенте флористической общности, а объяснение — в могу-

чем динамическом факторе: ежегодном затоплении поймы полыми водами.

В геоботанических работах подчеркивается, что продолжительность периода вегетации и движение уровня воды выступают в условиях поймы как экологические факторы, определяющие специфические черты приспособлений пойменных растений. В целом прибрежно-водные растения представляют собой единую жизненную форму, которой свойственны совершенно определенные особенности (Мяло, 1960).

Черты своеобразия имеет в речной пойме древесная и кустарниковая растительность.

Развитию лесной растительности в поймах благоприятствует обилие пресной воды, которая умеряет крайние температуры воздуха, охлаждая его в жаркое время и согревая в холодное, большая влажность воздуха в пойме, чем за ее пределами, благодаря чему холодные, горячие и сухие ветры не оказывают здесь вредного влияния (Морозов И. Р., 1936).

Леса, произрастающие в пойме, Г. Ф. Морозов (1931) относил к особой категории: «леса аллювиальных долин».

Очень резко контрастируют с материковыми на всем протяжении речной долины пойменные леса Оби. Г. В. Крылов (1961, 1963) пишет, что, создавая определенный режим климата в пойме, реки способствуют формированию и развитию своеобразных лесных и кустарниковых насаждений — тополево-ивовых урем*, зарослей черемухи, облепихи, почти не встречающихся на водоразделах.

Древесные группировки в пойме Оби приурочены в основном к повышениям прирусловой поймы и пойменных речек и проток. В южнотаежной подзоне, по данным Э. Е. Роднянской (1963б), они представлены осиново-березовыми или мелколиственно-ивняковыми группировками с редкой примесью черного тополя. Характерно широкое развитие кустарникового яруса, состоящего из шиповника иглистого и коричного, черной смородины, кроваво-красного боярышника, свидины белой, жимолости обыкновенной и др. В среднетаежной подзоне мелколиственная группировка встречается реже — здесь сохраняется только шиповник и смородина. Древесные группировки северотаежной подзоны, по тем же данным, занимают небольшие площади и представлены в основном ивняками древесной и кустарниковой формы, часто паркового типа. Кустарникового яруса в большинстве случаев вообще нет.

Связь пойменных лесов с современными и древними прирусловыми валами основного русла реки и пойменных речек и проток, представляющих генетическое единство и имеющих на всем профиле речной долины черты большой общности, обусловливает и большую общность и единство долинных лиственных лесов.

---

* Название «урема» широко используется в специальной литературе и относится к лиственным лесам, произрастающим именно в поймах рек, затопляемых в половодье (Мильков, 1960). В пустынной и полупустынной зонах пойменные леса с кустарниками именуются «тугаями» (Миркин, Сагитов и др., 1969).

Что касается коренных берегов, то хорошо дренированные склоны плато зарастают в Приобье темнохвойными лесами и сосновыми борами. Они тянутся широкими лентами вдоль рек на многие километры. Водораздельные же пространства обычно заняты массивами верховых сфагновых болот и лишены древесной растительности. Переходная полоса от заболоченных междуречий к речным долинам характеризуется особым и своеобразным типом ландшафта — рямами (Земцов, 1966).

Среди долинных лесов особо упомянуть следует ивняки, осокорники и вязовники*.

Разные виды ивы на территории поймы, согласно И. Р. Морозову (1936), располагаются в следующем порядке. Природные пески, склоны берега (если он не разрушается и не засыпается песком) и песчаные гривы покрыты насаждениями, в состав которых входят ива Гмелина (*Salix gmelinii* Pall.); миндальная ива, или триандра (*S. triandra* L.); красная шелюга (*S. aculifolia* Wild.). Эти виды составляют основной фон ивняков большинства рек СССР. В свою очередь, в прирусловой полосе они размещаются в таком порядке: около воды располагается триандра, ива Гмелина занимает несколько возвышенное положение, на песчаных грядах растет шелюга.

В поймах многих рек к этим основным видам примешивается единично или куртинами на возвышенных местах пурпуровая ива (*S. purpurea* L.) и на понижениях — длиннолистая ива (*S. dasyclados* Wimm.).

В поймах больших рек (Волга, Урал и др.) значительную площадь занимает ветла или белая ива (*S. alba*), которая располагается обычно на ровных, старых отложениях. Встречаются здесь также древовидные ивы: ломкая (*S. fragilis* L.) и высокая (*S. excelsior* Host.) (Шингарева-Попова, 1935; Бокк, 1968).

Долинами рек ограничивается естественное распространение осокоря (Виноградова, 1931; Шингарева-Попова, 1935; Лосицкий, 1955). Эта порода наряду с ивой заселяет вновь образующиеся отмели и острова. По рекам, не имеющим хорошо разработанной поймы, осокорь не встречается.

Для поймы Урала П. Г. Пугачев (1964) называет вязовники наиболее устойчивым типом пойменных лесов. Занимая повышенные участки и гривы центральной поймы, они представляют своеобразную группу лесов поймы, образуя или чисто вязовый древостой, или же входя как примесь в состав дубняков, белотополевников, осокорников и даже ивняков и ольшаников.

В пойменных лесах штата Оклахома, где выделено 10 типов пойменных лесов (Rise, 1965), американский вяз (*Ulmus americana*) доминирует в 38 из 47 сообществ.

Распределение типов пойменного леса и динамика изменения древесной растительности по профилю поймы подчиняются определенной закономерности, выраженной в характерном распределении ее на поперечном профиле поймы и в смене древесных пород при переходе из одной части в другую. Согласно этой закономерности, прирусловый вал покрыт ивняками (рис. 4), которые по мере удале-

* Феофраст (4—3 вв. до н. э.) в перечень деревьев, растущих в долинах, включал тамарикс, вяз, серебристый тополь, иву, осокорь, ольху, дуб (Исследование о растениях. М., 1951, с. 78).



Рис. 4. Пойма Оби, заросшая ивняками. Фото автора.

ния от реки нередко сменяются осокорниками. Зона осокоревых лесов, занимающая центральную часть прирусловой поймы, постепенно сменяется вязовыми лесами, за ними следуют дубняки центральной поймы, которые по гривам тянутся до первой надпойменной террасы. Притеррасная речка, если она существует, образует узкую долину, занятую ольховыми лесами (Марков, Фирсова, 1955).

Животное население речных долин, его видовая структура и зональная принадлежность. Зоогеографическим основанием для включения пойм рек в лесолуговую зону является, по А. П. Кузякину, то, что они по составу животного населения в наибольшей степени связаны именно с этой зоной. «По обширным поймам рек животные лесолуговой зоны, как по длинным щупальцам, глубоко проникают в смежные зоны — к северу до лесотундры, к югу — до полупустынь, а в горах — до подножий альпийских лугов» (Кузякин, 1962, с. 120).

Для обсуждения вопроса о зональном положении долинных биоценозов полезны в постановочном отношении работы И. С. Турова (1958а).

По своему отношению к пойме наземные позвоночные, обитающие в ней, этим автором объединяются в 3 основные группы: 1) эндемики, 2) облигатные, 3) факультативные пойменники.

К группе пойменных эндемиков И. С. Туров относит животных, широко распространенных, но обитающих почти исключительно в поймах (рек и озер). Эта группа, согласно Турову, очень четко отграничивается от двух последующих и у животных, входящих в нее, наиболее ярко развиты приспособления к водному или околоводному образу жизни. К эндемикам И. С. Туров относит: бобра, выхухоль, кутору, водяную полевку, выдру, норку (западную и восточную), ондатру, крякву (и других уток), крачек (речную и малую), зуйка малого (и некоторых других куликов), камышовку-барсучка, зимородка, озерную лягушку и других, (список лишь одних птиц — эндемиков поймы включает 38 видов). Животных этой группы связывает с поймой в первую очередь наличие убежищ.

К группе облигатных обитателей поймы И. С. Туров относит животных, обитающих преимущественно в пойме, а также животных, несвойственных какой-либо ландшафтной зоне, но проникающих в ее пределы по речным долинам. Набор видов, облигатных для данной поймы, сильно изменяется в различных ландшафтных зонах. Из млекопитающих к числу облигатных пойменников автор относит 4 вида бурозубок (обыкновенную, среднюю, малую, Черского), крота, ежа обыкновенного, лисицу, енотовидную собаку, горностая, зайца-беляка, суслика рыжеватого, хоря черного, полёвку обыкновенную, полёвку-экономку, лесную и полевую мышь, лося, хоря светлого и серую крысу. Список птиц —облигатников поймы — включает 182 вида.

Облигатность животных этой группы вызывается, согласно И. С. Турову, уже не условиями убежищ, как в группе эндемиков, а характером и особенностями их питания. Численность их в пойме выше, чем на водоразделе.

К группе факультативных пойменников И. С. Туров относит животных, для которых существование в пойме не характерно. Обычно они распространены в поймах неравномерно и численность их в пойме ниже, чем вне ее. Заселяя пойменные местообитания, факультативные пойменники распределяются по местам, аналогичным их исконным. Так, для более сухолюбивых видов, например для полевого жаворонка, таковыми будут луга высокого уровня, гривы и останцы. Животные вырубок, опушек (лесной конёк) и лесные виды находят аналогичные места в виде отдельных рощ или лесов на гривах. Связь животных этой группы с поймой выражена наименее четко.

Из млекопитающих к факультативным пойменникам И. С. Туров относит 21 вид: волка, лисицу, барсука, медведя, лесную куницу, ласку, хорька черного, зайца-русака, белку, рыжую и пашенную полёвок, полёвку обыкновенную, полевую, желтогорлую и домовую мыши, мышь-малютку, серую крысу, мышовку северную, соню садовую, хомяка обыкновенного, крота. Группа факультативных пойменников из числа птиц включает 153 вида.

И. С. Туров приводит обширный и интересный материал о распространении и экологии отдельных видов животных в поймах рек Волжского бассейна. Но нас сейчас интересует в методическом отношении тот раздел его работы, где он пытается использовать деление пойменных обитателей на группы эндемиков, облигатных и факультативных животных для решения общего вопроса о положении речных долин и их биоценозов в системе зональных типов ландшафтов.

И. С. Туров (1958а) пишет о необходимости различать степень азональности той или иной поймы, ибо этот показатель неодинаков для различных отрезков поймы. В качестве критерия степени азональности автором выбрано соотношение облигатных и факультативных видов, поскольку группа пойменных эндемиков не типична для какой-либо определенной поймы. Состав ее зависит в первую очередь от величины долины и характера пойменного режима. Связи с природной зональностью у этой группы животных, по словам И. С. Турова, установить не удается. Что касается видов, входящих в облигатную и факультативную группы, то они более тесно связаны с определенными географическими зонами. В связи с этим для них значение поймы будет неодинаковым в разных зонах. Биологическая сущность этих групп, пишет Туров, заставляет предположить, что количество факультативных видов отражает степень контрастности условий поймы и окружающих ее территорий. Чем меньше разница между этими двумя группами биотопов, тем, естественно, больше видов, общих для них. Чем контрастнее условия поймы и суходола, тем меньше факультативных видов, тем строже облигатность и тем больше этих видов.

Относительное богатство пойм тундровых рек видами облигатной группы автор объясняет проникновением в их пределы животных, связанных с древесно-кустарниковыми насаждениями.

Несмотря на большое разнообразие и богатство фауны таежных пойм, разница между поймой и водоразделом сравнительно невелика (гораздо меньше, чем в тундре). Это сказывается на соотношении факультативных и облигатных видов. Долины таежных рек чрезвычайно богаты факультативными видами.

В зоне лесостепи, а особенно ярко в степи и пустыне, контрастность условий поймы и внепойменных территорий сильно возрастает и количество факультативных видов закономерно уменьшается. При этом роль облигатных видов в сложении пойменной фауны возрастает. Вслед за древесно-кустарниковой растительностью по влажным местообитаниям в степи и пустыни проникают по поймам многие влаголюбивые виды.

И. С. Туров приходит к выводу, что экологическое и зоогеографическое значение речных пойм неодинаково в различных зонах. Наименьшую величину оно имеет в тайге.

Переходя к обсуждению изложенных взглядов И. С. Турова, необходимо прежде всего отметить малую пригодность для решения вопроса о зональности или азональности биоценозов поймы предлагаемого им деления пойменных животных на группы эндемиков, облигатных и факультативных обитателей. Дело в том, что относимые к каждой из этих категорий виды животных имеют несходное положение в системе зональных группировок ландшафтов, чем и объясняется трудность использования подобной классификации для решения поставленной задачи.

Прежде всего, нельзя согласиться с включением И. С. Туровым таких видов, как водяная крыса, ондатра, кутора, в списки пойменных эндемиков, поскольку они широко распространены и вне речных пойм — по болотам и озерам междуречий. Отнесение их к пойменным эндемикам явно ошибочно. Касаясь зонального положения этих видов, И. С. Туров (1958а) оговаривается, что их «иногда называют интразональными видами» (с. 35), а в другом месте пишет, что «обитая в поймах, около пойменных водоемов или у самого русла, будучи тесно связанными с этими элементами ландшафта, виды первой группы широко распространены по территории Союза вне зависимости от географических зон, что дает основание называть такие виды азональными» (с. 40).

Сказанное относится и к списку птиц, относимых автором к группе эндемиков поймы. Этот список также сборный и включает помимо собственно эндемиков речных долин многих представителей, распространенных на зональных междуречьях и не являющихся собственно пойменными эндемиками.

Вслед за И. С. Туровым, водоплавающих птиц — чаек, крачек, большинство куликов — относит к эндемикам поймы («обитающим только в пойме и не заходящим в другие ландшафты») А. М. Гынгазов (1963). Между тем амфибионтные и гигрофильные виды млекопитающих и птиц, связанные с водной средой обитания, правильнее относить не к эндемикам поймы, а к эвризональным видам, широко распространенным в пределах разных зон и в поймах.

Особенно разнородна зональная принадлежность видов животных, относимых И. С. Туровым к категории облигатных обитателей поймы. Как было указано выше, именно по этой группе и ее соотношению с факультативными обитателями он судит о степени азональности поймы.

В эту категорию пойменных обитателей И. С. Туров включает многих представителей водноберегового комплекса, имеющих широкое распространение, например, из грызунов — полевку-экономку, а из птиц — многочисленных водоплавающих. Помимо этих эвризональных представителей группа облигатных пойменников включает виды, являющиеся компонентами различных зональных комплексов, например представителей таежной зоны (лося, зайца-беляка и др.), лесостепной зоны (полевку обыкновенную и др.), степной

(рыжеватого суслика, хоря светлого и др.) и т. д. Сказанное касается и птиц*.

В различных ландшафтных зонах, пишет И. С. Туров, в эту группу могут входить разные виды, однако их объединяет один общий признак — численность их в пойме выше, чем на водоразделе. Поскольку в группу облигатных обитателей пойм автор включает эвризональные виды (например, водоплавающих птиц), указываемый им признак — преобладающая численность в пойме, также не надежен. Так, в лесостепной зоне Западной Сибири таких видов часто бывает больше именно вне речной поймы.

Сказанное о несходной зональной принадлежности относится и к категории факультативных обитателей поймы, список которых также включает представителей разных ландшафтно-географических зон**.

Следовательно, для суждения о степени азональности или зональности речных долин и их ценозов деления пойменных обитателей на группы эндемиков, облигатных и факультативных недостаточно. Необходима оценка зональной принадлежности видов, входящих в биоценозы речных долин. Только такая градация может решить вопрос, зональна или азональна речная пойма и ее биоценозы.

Что из себя представляют ценозы речных долин в зональном отношении? Этот вопрос мы рассматриваем с общей методической стороны на примере позвоночных животных, в основном млекопитающих.

Долинные обитатели включают азональные, эврилональные и зональные виды.

Азональные виды, являющиеся долинными эндемиками, — это виды, экологическая ниша которых, образ жизни, питание, распространение, адаптации связаны с реками и их долинами. На зональных междуречьях эти виды не встречаются.

Видовой состав этой группы из млекопитающих включает *выхухоль*, которая обитает в пойменных водоемах; *бобра*, особенно характерного для малоразработанных и неразработанных речных долин, но в ряде районов, например в Белоруссии, Поволжье (Федюшин, 1935; Бородина, 1960б; Попов, 1954; и др.), в горных районах верховий Енисея (Лавров, 1960) живущего и в поймах; *выдру* и обоих представителей норок.

* А. М. Гынгазов (1963) в группу облигатных видов, т. е. «всегда обитающих в пойме, но могущих встречаться и в других ландшафтах», относит полевого жаворонка, варакушку, малую бормотушку, белую и желтую трясогузку, черноголового чекана, садовую славку и др.

** Согласно И. С. Турову (1958а), увеличение контрастности условий поймы по мере движения с севера на юг вызывает, с одной стороны, общее уменьшение числа факультативных видов птиц, с другой — изменение соотношения лесных и степных видов. Фауна факультативных пойменников носит, согласно его данным, в общих чертах зональный характер, что видно из изменения соотношения лесных и степных видов.

Вся зоологическая литература, посвященная экологии перечисленных выше амфибиотических видов, относится, по сути дела, к литературе о речных долинах.

Имеются виды птиц, которые с некоторыми оговорками можно отнести к долинно-речным эндемикам. Это *кулик-перевозчик* — вид, характерный для речных отмелей. В отношении этого речного кулика С. Т. Аксаков писал, что свое имя «носит он по всей справедливости; не только по ручьям, даже по маленьким речкам его не встретишь, а живет он по средним и большим рекам, обыкновенно ведущим за собой песчаные берега» (Собр. соч., т. 4, 1956, с. 212).

К характерным обитателям горных речек и ручьев относится о л я п к а, а также з и м о р о д о к (живет и по пойменным участкам у террас коренного берега; И. С. Туров (1958а) называет зимородка «типичным пойменником»), з о л о т и с т а я щ у р к а (речные обрывы), б е р е г о в а я л а с т о ч к а — также типичный долинный вид; значительно реже они селятся по сухим местам в оврагах, в стенах искусственных ям, вырытых в степи, и т. д. (Дубинин, Торопанова, 1956). Гнездовые колонии береговых ласточек найдены А. Н. Формозовым (1964) близ Обской губы у северной границы лесотундры (низовья р. Нумги), а на Енисее отмечены под 70° с. ш. Как пишет А. Н. Формозов, пища этой ласточки — мелкие насекомые, в основном водящиеся в больших реках, текущих в Западной Сибири с юга на север и поэтому несущих достаточно прогретую воду. Тесно связана с реками и речными долинами с к о п а (Дубинин, 1953; Попов и др., 1954).

Своеобразие птичьего населения речных долин дало основание выделять в фауне птиц особый «пойменный тип» (Попов, 1960).

По своей принадлежности к речным долинам все эти виды «азональные долинники».

Перечисленными группами и видами животных далеко, конечно, не исчерпывается список эндемиков рек и речных долин. Мы вовсе здесь не касались большого числа видов рыб и беспозвоночных гидробионтов, свойственных только речному руслу (Жадин, 1967).

Из кровососущих насекомых типичными реобионтами являются, например, личинки мошек Simuliidae, которые живут только на твердых грунтах в условии проточной воды.

Э в р и з о н а л ь н ы е в и д ы — это представители водно-болотного комплекса; они широко распространены как в речных долинах (чаще всего в поймах), так и по болотам и озерам междуречий различных зон. Типичные представители этой группы из позвоночных — водяная крыса, полевка-экономка*, ондатра, кутора.

* Полевка-экономка — широко распространенный вид, населяющий, по данным Б. К. Штегмана (1958), северную часть Европы и даже север лесостепной зоны. Однако основная часть ее ареала лежит, по Б. К. Штегману, в зоне тайги, и экологически экономка тесно связана с лесом, почему и относится им к таежному фаунистическому комплексу (см. также: Кучерук, 1959). Фактически же полевка-экономка распространена значительно шире и, будучи связанной с водоемами, заселяет во множестве кроме тайги тундру, лесостепь, степь, пойму и горные районы. Это типичный эвризональный вид, связанный с заболоченными местами обитания.

Эти виды эвризональны*, как эвризональны и те биотопы, с которыми они связаны условиями существования: озера, болота, водохранилища, пруды и т. п. В зависимости от влияния зональных факторов эти типы угодий или биотопы в пределах разных широтных зон приобретают некоторые своеобразные черты (меняются типы болот и озер, различна в разных зонах типология речных пойм), что накладывает следы на экологию околоводных и водных биоценозов.

В поймах рек эти виды находят благоприятные условия для жизни, будучи в той или иной степени адаптированы к разливам. У некоторых, например у водяной крысы, полёвки-экономки, отмечаются в пойме интенсивные массовые размножения.

Именно в отношении широко распространенных, амфибиотических, эвризональных видов особенно трудно судить о их происхождении. Можно предположить, что некоторые из них по своему происхождению должны относиться к долинникам. Распространившись вдоль первоначально сформировавшихся речных долин в другие районы, по мере формирования на междуречьях современных зональных ландшафтов, эти виды распространились затем на междуречья, заселив свойственные им водные биотопы (озера, болота и др.). Именно в отношении эвризональных, амфибиотических форм существует наибольший разнобой в оценке их фаунистической принадлежности.

З о н а л ь н ы е в и д ы (т. е. представители той или иной ландшафтно-географической зоны, обитающие в поймах рек) распространены в пойме либо в пределах собственной зоны, либо по речным долинам распространяются и в пределы других, несвойственных им зон (см. гл. IV).

Среди этих видов могут быть и обычные, и редкие обитатели пойм, что зависит от географического положения речной долины, от наличия свойственных местообитаний (например, в лесных поймах много лесных грызунов рода *Clethrionomys*), от гидрологического состояния текущего года и других причин.

В долинах разных рек в зависимости от их географического положения видовая структура ценозов по их отношению к зональности несходна. Эти соотношения меняются и на разных отрезках речной долины, в зависимости от ее расположения в той или иной зоне. Нельзя не учитывать и крайнюю динамичность этого явления по годам (см. гл. III).

При анализе животного мира речной долины обращает на себя внимание прежде всего наличие животных, являющихся эндемиками долины. Этот факт является важным аргументом против точки зрения тех авторов (главным образом географов), которые считают реч-

---

* В. Э. Мартино (1958) относит виды, которые распространены в нескольких зонах (в том числе водяную крысу) к «надзональному типу». Автор добавляет, что «как виды они не представляют интереса для зонального районирования». В. В. Кучерук (1959) относит водяную крысу, кутору и ряд других широко распространенных видов к транспалеарктам, т. е. формам, одинаково свойственным нескольким природным зонам.

ные долины и их биоценозы принадлежностью зональных типов ландшафтов (в том числе и лесолуговой зоны).

Известно, что каждая ландшафтно-географическая широтная зона характеризуется специфическим для нее фаунистическим ядром. Это ядро включает своеобразные ландшафтные виды — эндемики, которые могут быть как очень малочисленными, так и фоновыми в зональных биоценозах. Наличие подобных альтернативных эндемиков, в том числе и в речных долинах, говорит о зоогеографическом своеобразии последних и их самостоятельности в физико-географическом отношении.

Речные долины характеризуются также и специфическим типом животного населения. Это касается всех групп биоценозов.

В силу особенностей водно-воздушного и солевого режима пойменных почв здесь складываются своеобразные комплексы почвообитающих беспозвоночных, отличающихся от комплексов почвенных обитателей на водоразделах (Стригалова, 1968).

В среднем течении Урала (Штейнберг, 1954а), типичным для поймы биотопам (лес по высоким песчаным грядам, влажный низменный пойменный лес, луга поймы) в соответствии с их почвенно-ботаническими разностями, свойственны определенные комплексы насекомых, связанных со стацией своими кормовыми возможностями, требованиями к режиму температуры и влажности и межвидовыми отношениями животных. Так, фауна древесных пород пойменного леса в районе среднего течения Урала беднее, чем в более западных и северных районах. Многие виды чешуекрылых, обычные или даже массовые в центральных областях европейской части СССР, в пойме Урала либо совсем не обитают (*Tortrix viridana* L., *Dasychira pudibunda* L. на дубе, *Exaereda ulmi* Schiff на вязе, *Cymatophora or.* F. и *C. flavicornis* на тополе — первый из них обычен лишь на осинах в колках), либо встречаются единично (*Phalera bucephala* L., *Pygaera pigra* L., *Acronicta rumicis* L., *A. aceris* L., *A. tridens* Schiff, *Lophopteryx camelina* L. и др.). Некоторые виды (*Pandemis ribeana* Hb., *Daseochaeta alpium* L.) в пойме встречаются только севернее, в районе Илека. Ряд видов жуков, широко распространенных даже в Поволжье, в пойме Урала не обнаружен. Особенно бедна фауна стволовых вредителей.

О том, что пойма обладает особой, свойственной только ей фауной, на примере земляных блошек (Halticinae) пишет В. Ф. Палий (1956). Он делит пойменных обитателей на четыре группы. Первую группу составляют виды, которые, кроме поймы, почти нигде не встречаются, это ее коренные обитатели; во вторую группу входят виды, которые одинаково обильны как в пойме, так и в других ландшафтах (в лесу, в поле, в остепненных лугах); третья группа состоит из видов, которые заселяют пойму при изменении условий существования в их коренных биотопах, т. е. таких, для которых пойма является местом переживания неблагоприятных условий; и, наконец, четвертая группа образуется видами, случайно попадающими в этот ландшафт, для которого они ни в каких случаях не типичны.

Специфических для поймы видов, которые встречаются только здесь и все развитие которых связано с этим ландшафтом, оказалось 26 (34% обнаруженных в пойме). Это по большей части гигрофильные виды, некоторые теплолюбивые; развитие их происходит за счет ивовых, дербенниковых, мальвовых и других видов древесной и травянистой растительности. Значительная часть видов зимует в корнях и корневищах болотных и луговых растений и в почве,

т. е. в местах превращения из куколок, а осенью не выходит на поверхность почвы; другие зимуют в стадии яйца, но большая часть появляется осенью и зимует в стадии жука, преимущественно в подстилке древесных насаждений на коренном, незаливаемом берегу.

Особенность животного населения речных долин, подчеркивающая их азональный характер — большая *гетерогенность биоценозов**. Это объясняется интразональным расположением долин, их непосредственной связью с зональными типами ландшафтов, что обеспечивает постоянный обмен организмами.

Рассмотрим структуру животного мира поймы Оби на примере фауны мышевидных грызунов, используя материалы А. С. Николаева (1969). По его данным, фауна грызунов, обитающих в пойме Оби,— это сложный комплекс, включающий представителей разных зональных биоценозов, кроме представителей горной и тундровой фауны. Из степных грызунов в пойме Оби обнаружен один вид, из лесостепных и таежных — по 6 видов (в число лесостепных А. С. Николаев включает водяную крысу, а в число таежных — полевку-экономку, относимых нами к эврherизональным видам). Из лесотундрового ценоза в пойму Оби проникает один вид (рис. 5).

В своей основной части пойменный комплекс мышевидных грызунов состоит, следовательно, из лесостепных и лесных представителей, причем на лесостепных, по данным А. С. Николаева, приходится 57 и на таежных — 43% (степных — 0,03%; лесотундровых — 0,03 и синантропных — 0,32%).

Наличие в пойме Оби помимо лесостепных также лесных, степных и других форм (а в пределах других рек в долинах обитают и

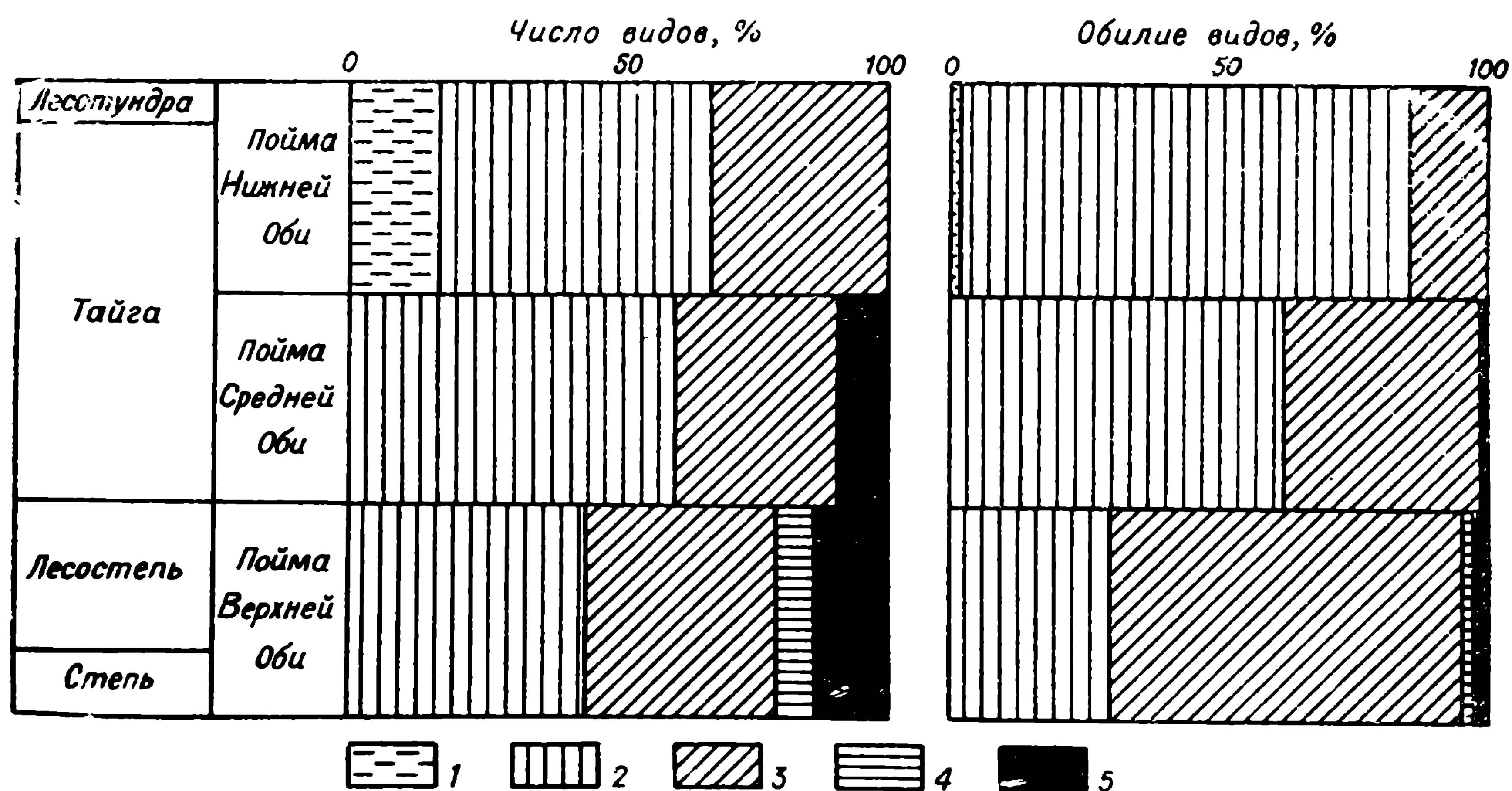


Рис 5. Зональная принадлежность населения мышевидных грызунов в пойме Нижней, Средней и Верхней Оби (по А. С. Николаеву, 1969).
1 — лесотундровые виды; *2* — лесные; *3* — лесостепные; *4* — степные; *5* — синантропные.

* А. К. Рустамов (1945), подчеркивая гетерогенность фауны птиц поймы Амударьи, пишет о ней как о «генетическом конгломерате».

представители иных ландшафтно-географических зон) служит опровержением точки зрения А. П. Кузякина о принадлежности биоценозов речных долин к комплексу лесолуговой зоны. С таким же основанием, судя по видовой структуре населения ценозов, пойму реки можно отнести и к таежному комплексу.

Нельзя не учитывать и того, что на многих реках, которые протекают целиком в пределах лесной зоны, могут быть особенно обильными из мышевидных грызунов и насекомоядных представители лесной фауны, а представители лесостепи становятся здесь редкими или вовсе исчезают. Относить природу таких долин к лесолуговой широтной зоне тем более нет никаких оснований. О том, что основную массу видов и особей в лесном долинном комплексе составляют (наряду с формами, последовавшими за человеком) виды, характерные для темнохвойной тайги, подчеркивают Н. Ф. Реймерс и Г. А. Воронов (1963) на примере Верхней Лены. Но и по данным этих авторов видно, насколько сборен ценоз животных речной долины в лесной зоне. Одни из них — коренные обитатели первичных еловых лесов и кустарниково-луговых участков. Много видов пришлых и приводных, связанных с деятельностью человека. Есть и обитатели лугов и остепненных участков (степной конек, обыкновенная каменка, узкочерепная полевка). Все эти виды неодинакового происхождения.

Вдоль речных долин зональные виды расселяются и живут далеко за пределами свойственных им широт. Это подчеркивает единство пойменно-речного ландшафта и служит аргументом в пользу его самостоятельности в системе ландшафтно-географических зон.

Пойменный ценоз мелких млекопитающих в долине Оби, по данным А. С. Николаева (1969), в своей основе однотипен: мышь-малютка, водяная крыса, красная и темная полевки, полевка-экономка, обыкновенная, темнолапая, арктическая, средняя и малая бурозубки. Из 25 видов мелких млекопитающих, отмеченных А. С. Николаевым в пойме Оби, 10 видов (40%) характерны для верхнего, среднего и нижнего отрезков долины, 9 видов (36%) отмечены только в верхнем и среднем течении, 3 вида (12%) — только в верхнем течении, 1 вид (4%) был общим для верхнего и нижнего течения, столько же (4%) для среднего и нижнего, 1 вид (4%) отмечался только в среднем течении.

В пойме верхнего течения Оби комплекс мышевидных грызунов, по данным А. С. Николаева, включает одного представителя степной фауны (степная мышовка), 5 представителей лесостепи (полевая мышь, мышь-малютка, обыкновенный хомяк, водяная крыса, узкочерепная полевка), 6 таежных представителей (лесная мышовка, рыжая, красная, красно-серая и темная полевки, полевка-экономка), два синантропных вида грызунов (серая крыса, домовая мышь).

В пойме среднего течения Оби автор отмечает 3 лесостепных вида грызунов (полевая мышь, мышь-малютка, водяная крыса), 6 таежных видов (лесная мышовка, рыжая, красная, красно-серая и темная полевка, полевка-экономка), 1 вид синантропный (серая крыса).

В пойме нижнего течения Оби — 2 лесостепных вида грызунов (мышь-малютка, водяная крыса), один представитель лесотундры (северный подвид узкочерепной полевки), три представителя таежного комплекса грызунов (красная и темная полевка, полевка-экономка).

Еще ярче подчеркивает взаимосвязь пойменных ценозов мелких млекопитающих верхнего, среднего и нижнего течения Оби структура их обилия по массе, занимаемой отдельным видом в пойменных сборах. На 10 видов, общих для всех отрезков поймы (верхнего, среднего и нижнего), приходится 78,33% пойменных сборов. Остальные виды, которые были отловлены на том или ином отрезке долины, или только на двух из них, по массе составили лишь 21,67%.

Эта большая общность и природное единство животного населения речной долины вдоль ее продольного профиля хорошо отражается и при анализе других групп организмов. Так, по данным С. Д. Титовой (1963), из общего числа паразитов рыб (143 вида), зарегистрированных в водоемах поймы Оби, на долю широко распространенных приходится 53 вида (37%). Паразитов, встреченных только в одной части Оби,— 50 видов; из них в верхней — 22 вида, в средней — 10, в нижней—18 видов; в верхней есть южные формы, в нижней — северные, средняя часть Оби более нейтральна.

В некоторых работах подчеркивается сходство ценозов тех или иных групп пойменных обитателей с ценозами лесостепи. Так, А. С. Николаев пишет, что индекс общности видового состава мелких млекопитающих поймы ближе всего к индексу общности видового состава мелких млекопитающих (особенно грызунов) лесостепной зоны, в частности подзоны северной лесостепи (индекс общности видового состава 80%).

При сравнении общности видового состава между зональными комплексами междуречий им отмечено, что самые высокие индексы общности видового состава с другими зональными комплексами имеет центральная лесостепь. При сравнении видового состава мелких млекопитающих всей поймы Оби и типичных фаунистических зональных комплексов А. С. Николаевым получены следующие индексы общности видового состава: между поймой и типичным степным комплексом — 4%, между поймой и типичным лесостепным фаунистическим комплексом — 33,3, между поймой и типичным таежным фаунистическим комплексом — 22,2, между поймой и типичным лесотундровым и тундровым фаунистическим комплексом — 5,3%.

Расчет индексов общности видового состава грызунов и насекомоядных зональных междуречий позволил А. С. Николаеву выделить в лесостепи наиболее близкий к пойме комплекс грызунов северной болотной лесостепи.

Не подтверждают ли эти данные справедливость точки зрения о принадлежности речной поймы к лесолуговой зоне?

А. С. Николаев описанное сходство объясняет общностью исторического прошлого поймы и северной болотной лесостепи, когда на месте последней было русло древней палеореки пра-Оби. Отсюда сходство условий существования биоценозов: мозаичность рельефа, чередование грив и понижений (часто заболоченных), близкие по структуре почвы и растительность в пойме и в болотной лесостепи.

Следовательно, в данном случае описанное сходство ценозов Барабы и поймы Оби носит частный характер, будучи свойственно лишь некоторым районам, где протекали в древности палеореки. Сходство ценозов объясняется тем, что сравниваются генетически сходные районы — современные и древние речные долины. В целом же лесостепь — генетически иное образование.

5*

Другой причиной, которая может привести к ошибочному представлению об общности ценозов поймы с лесостепной зоной, может быть выбор объектов сравнения. Так, сходство представителей мышевидных грызунов, распространенных в Барабе и в пойме Оби, в значительной степени объясняется наличием в обоих ценозах таких характерных видов, как водяная крыса, полевка-экономка и др. И в пойме, и в лесостепи отмечается массовое размножение водяной крысы, что также увеличивает общность признаков. Но надо иметь в виду, что здесь наблюдается общность признаков у видов, широко распространенных и в других ландшафтно-географических зонах. Для лесостепи они не эндемичны.

Некоторые сходные черты ценозов речных долин и переходной зоны лесостепи, о чем пишет А. П. Кузякин, могут быть отчасти объяснены также и «приводными» видами, связанными с интенсивным хозяйственным освоением указанных территорий. О влиянии этого фактора на видовую структуру долинных обитателей пишут Н. Ф. Реймерс и Г. А. Воронов (1963).

Следует оговориться, что А. П. Кузякин при зоогеографических анализах принадлежность видов к той или иной зоне устанавливает не по их эндемизму. «В отличие от обзоров в ранее издававшихся учебниках и руководствах, в нашем обзоре,— пишет он,— главное внимание обращается не на малоареальных эндемиков, а на виды, численно преобладающие, или «фоновые» в основных ландшафтах каждой зоны, на виды, имеющие в силу их высокой численности наибольшее значение в структуре ландшафтов, в хозяйственной деятельности человека и в народном здравоохранении» (Кузякин, 1962, с. 89).

Как показано выше, для решения вопроса о зональной принадлежности поименного ландшафта ориентировка на фоновые виды недостаточна. Анализ зональной принадлежности компонентов ценоза служит в этом отношении более надежным критерием.

Подобные принципы зоогеографического районирования неизбежно приводят А. П. Кузякина и к другим выводам, с которыми нельзя согласиться. Так, для доказательства принадлежности речных долин к лесолуговой зоне А. П. Кузякин был вынужден такие типичные долинные виды, как бобр, выхухоль отнести к эндемикам лесолуговой зоны, и в этом также ярко проявляется предвзятость и искусственность подобной трактовки фактов*.

Совершенно ясно, что ни выхухоль, ни бобр, как и другие сходные с ними долинники, собственно к зональным междуречьям отношения не имеют. Все эти виды или большинство из них широко

* Надо, впрочем, оговориться, что А. П. Кузякин не везде последователен в утверждении принадлежности речных долин к лесолуговой зоне. Так, в зональной основе для атласа ареалов, составленного им для «Определителя млекопитающих СССР» (Бобринский и др., 1965), никаких «длинных рукавов» лесолуговой зоны, идущих «щупальцами» вдоль речных долин, мы не видим. Речные долины в этой основе традиционно включены в разные ландшафтные зоны. Места обитания бобра, будучи приуроченными на картах ареалов этого определителя к речным долинам разных зон, также легендой не связаны с лесолуговой зоной.

распространены и свойственны в пределах речных долин разным ландшафтно-географическим зонам.

На рис. 6, составленном по данным А. П. Жданова, приводится современное распространение бобра по притокам Оби, охватывающее как популяции, возникшие в результате акклиматизации и реакклиматизации, так и аборигенные. Этот ареал бобра охватывает в бассейне Оби горный и предгорный пояс, лесостепь, различные подзоны лесной зоны.

Большинство из перечисленных долинных видов особенно характерно как раз не для лесолуговой, а для речных долин таежной зоны (выдра, бобр, норка и др.).

Пример с бобром и другими типично долинными видами хорошо характеризуют те трудности, с которыми сталкиваются авторы, когда приходится решать вопросы зонального районирования фауны. Так, в отличие от А. П. Кузякина, отнесшего бобра к эндемикам лесостепной (лесолуговой) зоны, Б. А. Кузнецов (1950) причисляет бобра к эндемикам лесной зоны, а в отношении выхухоли Л. П. Бородин (1963) пишет, что оптимальный комплекс усло-

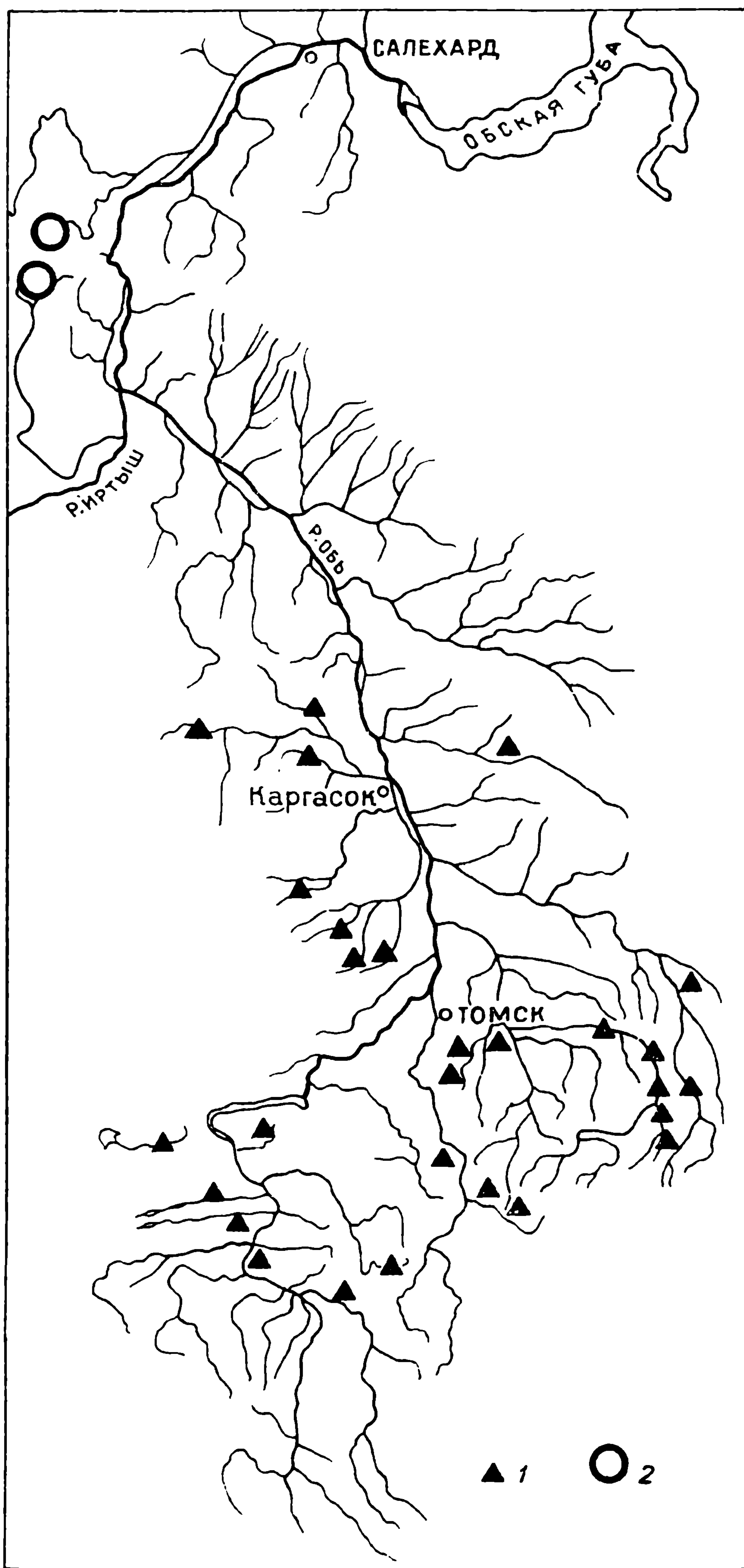


Рис. 6. Места выпусков и современного распространения бобра (*Castor fiber* L.) по притокам Оби (по А. П. Жданову, 1969).

1 — места акклиматизации (1935—1966 гг.); *2* — аборигенные поселения.

вий для нее свойствен преимущественно лесным рекам, а отрицательный —рекам открытых пространств.

В связи с тем, что вывод о сходстве долинных и зональных ценозов существует также в энтомологических, паразитологических, орнитологических и других работах, необходим дополнительный анализ и пересмотр этих данных, который учитывал бы зональную принадлежность отдельных видов, составляющих сравниваемые ценозы. Деление их на собственно зональные, эвризональные и эндемичные виды имеет общеметодическое значение и может быть использовано также для анализа флоры и растительности.

СОЧЕТАНИЕ И ОЦЕНКА ЗНАЧЕНИЯ В РЕЧНЫХ ДОЛИНАХ АЗОНАЛЬНЫХ И ЗОНАЛЬНЫХ ЯВЛЕНИЙ

Поскольку долины рек вклиниваются в различные ландшафтно-географические зоны и занимают в пределах этих зон интразональное (внутризональное) положение, то на них неизбежно распространяется влияние общих факторов, свойственных данной ландшафтно-географической широтной зоне. Из зональных факторов большое влияние на долину оказывают, прежде всего, климат и водный сток.

Зональные связи речных долин проявляются также в проникновении в речную долину зональных компонентов широтного биоценоза. Это явление выше охарактеризовано на примере животного населения поймы, включающего представителей разных географических зон; иллюстрируется оно также и наличием в пойме останцов, т. е. отчленившихся островов коренного берега, сохраняющих на первых этапах своего существования в пойме и до преобразования их человеком все элементы зонального коренного берега.

Но пойма каждой реки, как справедливо писали Р. А. и Е. В. Еленевские (1927), является в значительной мере также продуктом всего бассейна. На каждый меридиональный отрезок долины влияет не только климат своей, но и смежных зон.

Сказанное хорошо подтверждается и распространением по долинам, в пределах разных меридиональных отрезков, многих животных и растений, являющихся представителями более южных или северных географических зон (см. гл. IV).

В биологической литературе влиянию зональных условий на пойму и ее компоненты и сочетанию зональных и азональных явлений уделялось значительное внимание*.

В поймах рек (Алехин, 1925) мы встречаем борьбу, столкновение двух сил: реки и водораздела. Река стремится умалить, снивелировать влияние водораздела, но это ей не удается. Из столкновения этих двух сил и формируется луговая растительность.

---

* О влиянии зональности на объекты азонального происхождения и их соотношениях между собой см. также: С. В. Калесник (1955), А. П. Сляднев (1965), А. Г. Исаченко (1965).

Об антагонистичности и сложности влияния самой реки и комплекса материковых условий на формирование пойменной растительности высказывался А. П. Шенников (1919). Рассматривая различные мнения о степени воздействия материковых условий на жизненные условия долин, он говорил, что размеры подчиненности долин материкам не следует преувеличивать. Почвенный материал водоразделов не может быть тождествен материалу долины в механическом отношении, поскольку исходный материал рекой сортируется и постепенно перемешивается; по той же причине оба неодинаковы химически.

Этот тезис А. П. Шенников повторяет и в книге, опубликованной в 1941 г. Пойма, пишет он, образование генетически производное от материка. Производное, но отнюдь не тождественное, так как на пойме все воздействия со стороны материкового комплекса условий сталкиваются с воздействием реки как фактора, видоизменяющего все влияние материка.

Здесь интересно привести взгляд на соотношение речных долин с водораздельными территориями крупнейшего советского биоценолога В. Н. Беклемишева. Говоря о том, что речные долины бывают заняты архитектоническими комплексами биоценозов, он подчеркивает, что последние представляют собой долинные комплексы, имеющие характерное строение и развитие (Беклемишев, 1956, с. 82). Автор вместе с тем подчеркивает и тесную биоценологическую связь сообществ речных долин с внедолинными и симфизиологическую целостность континентальных комплексов. Речные системы с руслом, поймой, террасами и склонами главной долины, с древовидноразветвленными долинами притоков, врезанные в занятую климактической формацией территорию, образуют вместе с нею климактический комплекс. Большие речные системы пересекают несколько климактических областей; при этом собственные сообщества речных долин каждой из этих областей принимают особый облик.

Согласно В. Н. Беклемишеву, симфизиологическое воздействие поймы и водораздела, долинного комплекса биоценозов и климактической формации, сложно и многообразно. В случае зрелой эрозионной равнины это взаимодействие охватывает: 1) водный режим; 2) режим твердого стока, включая элементы зольного питания растений; 3) режим расселительных стадий растений и животных; 4) активные миграции животных, чаще всего связанные с добыванием пищи или со сменами фаз годового цикла вида, а также с ежегодным затоплением поймы.

Описанные точки зрения, высказанные ведущими геоботаниками-луговедами В. В. Алехиным и А. П. Шенниковым, широко восприняты, особенно в геоботанической литературе, но влияние зональных факторов на природу поймы оценивается авторами по-разному.

В качестве примера остановимся на трактовке вопроса о соотношении зональных и азональных явлений в пойменном ландшафте в работах Э. Е. Роднянской (1963а, б), которая на примере Оби утверждает, вслед за В. В. Алехиным (1925, 1951), что поймы крупных рек — это арена борьбы зональных и азональных явлений, формирующих ландшафт. Говоря, что в пойменных ландшафтах (и их морфологических единицах) зональные и азональные черты органически сочетаются, Э. Е. Роднянская, однако, добавляет, что это сочетание характеризуется значительным преобладанием первых (т. е. зональных) по числу и значимости.

Не касаясь доводов Э. Е. Роднянской в доказательство положения о четко выраженной зональности поймы, так как высказываемые ею соображения относятся к районированию самой поймы и были уже рассмотрены, остановимся на тех ее аргументах, которые непосредственно касаются оценки влияния собственно зональных факторов на пойму реки. К таким зональным факторам Э. Е. Роднянская относит, в частности, гидрологический режим реки. Нет, конечно, возражений, что гидрологический режим реки зависит от зональной системы стока и, что по гидрологическому режиму пойма реки несходна в пределах разных ландшафтно-географических зон. Но сам гидрологический режим в пойме, т. е. весенние разливы и летние паводки с их бурным течением,— это явление, свойственное только речным долинам, и поэтому не может относиться к собственно зональным категориям.

Особого рассмотрения требует и оценка климата речных долин в отношении его зональности. Э. Е. Роднянская справедливо пишет, что климат крупных речных долин и пойм отличен от климата водоразделов, но дальше заключает, что при условии меридионального направления течения реки климат ее долины также зонален. Подобный тезис разделяется и некоторыми другими авторами (Ишбулатова, 1966).

Необходимо, однако, иметь в виду, что вода русла и пойменных водоемов, обладая большой теплоемкостью, создает в пойме свой климат, несколько отличный от климата зоны. Об этом уже писал А. П. Шенников (1941). В пойме все климатические факторы подвергаются изменению.

Глубокое понижение в рельефе материка, представляемое поймой, обилие воды в пойме изменяют и тепловой режим, и влажность воздуха, и испаряемость, и давление воздуха и все другие элементы местного материкового климата.

О том, что климат, т. е. то, что определяет почвы и растительность на водоразделах, в долине реки не тот же самый, А. П. Шенников писал еще в 1919 г. Среди различных климатов Поволжья, от лесного до пустынного, в долине Волги свой климат, в котором как бы уравнены, смягчены (обилием воды) отличия материковых климатов. Под влиянием его, указывает А. П. Шенников, развивается растительность несравненно более общего для всего протяжения долины характера, чем растительность на том же протяжении материка.

Можно напомнить и высказывание по этому вопросу В. В. Алехина (1925), который писал, что не надо думать, будто луга совершенно не зависят от климата той зоны, где они находятся. Климатические зоны накладывают свой отпечаток в большей или меньшей степени на растительность лугов соответствующих рек: изменяется флора лугов, сменяются ассоциации, появляются новые фации и проч. Одновременно В. В. Алехин подчеркивал, что заливные луга, как таковые, с климатом не связаны, и могут встречаться в любой климатической зоне и что климат в пойме, конечно, отличается от климата на водоразделе.

О климатическом своеобразии поймы Ф. Н. Мильков (1953) говорит, что воздействие зонального климатического фактора на пойме ослаблено и процессы почвообразования, растительность, животный мир и даже сам рельеф поймы находятся в тесной зависимости от интенсивности аллювиального процесса. Ослабленность воздействия зонального фактора (климата) проявляется в отношении растительности и отчасти почв на песчаных террасах речных долин.

Ф. Н. Мильков дает обзор данных, подтверждающих, что климат широких речных долин существенно отличается от климата расположенных рядом водоразделов. Отличия эти наблюдаются даже и в том случае, если водоразделы приподняты над долинами на ничтожную высоту. Несходен между ними температурный режим. Еще в прошлом столетии А. И. Воейковым (1948) было установлено, что «суточная амплитуда температуры в ясные дни будет более значительна в долинах, чем на соседних холмах и склонах», и что «при прочих равных условиях суточная амплитуда температуры, даже в среднем выводе за месяцы и целый год, должна быть более в долинах». Причиной подобного повышенного прогревания долин днем и охлаждение ночью является: 1) большая площадь соприкосновения воздуха с почвой в долинах; 2) стекание ночью холодного воздуха по склонам в долины рек; 3) застаивание воздуха в котловинах и долинах и перемешивание его на водоразделах. Крупные различия между долинами и водоразделами касаются также времени появления и продолжительности снежного покрова, более низких температур в долинах в зимние месяцы, продолжительности безморозного периода, что учитывается в практике сельского хозяйства и в пчеловодстве (Мильков, 1953, с. 45—48).

На своеобразие климата в пойме обращали внимание и другие авторы. По данным В. А. Попова (Попов и др., 1954), имеются вполне определенные отличия в климате поймы и надпойменных террас. Эти отличия незначительны в части средних температур, но вполне отчетливо выявляются в гораздо большем количестве осадков, выпадающих в пойме, в большей относительной влажности и в меньшей силе ветра в пойме. Общее количество осадков в пойме с 24 июня по 18 августа было почти в два раза больше, чем на материковой террасе. Влажность воздуха в пойме и на надпойменной террасе имеет большую разницу в ясные дни, чем в пасмурную погоду. В. А. Попов с соавторами пишет о специфичности климатических условий поймы, которые более рельефно выявляются весной, в половодье, и осенью.

О том, что поймы рек вообще имеют более мягкий климат, чем водоразделы, пишет И. И. Соболева-Докучаева (1960). Водный режим пойменных почв благодаря полым водам и близости грунтовых вод в большинстве своем устойчив даже в засушливые годы. Поэтому дефицит осадков в первой половине лета не имеет такого отрицательного значения, как на суходольных землях.

Под влиянием мощного речного потока воды и открытого пойменного ландшафта с множеством придаточных водоемов речные долины трансформируют и преломляют зональные климатические особенности и создают свой азональный тип долинного климата.

Указания на своеобразие климата поймы имеются и у Э. Е. Роднянской (1963б). Речь идет лишь о переоценке значения пойменного климата как фактора зонального. Как бы ни было велико влияние зональных факторов на пойму, но пойма и ее биоценозы остаются явлением очень своеобразным, отнюдь в своей основе не зональным.

Сроки прилета птиц на данный участок поймы, казалось бы, — зональное явление, так как зависят от широтных особенностей климата: чем дальше на север, тем позднее прилет. Но пойма в период прилета может быть залита полыми водами и не пригодна для гнездования прилетающих с юга птиц. Следовательно, и здесь проявляется ее своеобразие, не подчиняющееся общим зональным признакам. Длительность разлива определяется морфологией долины, характером стока в целом по бассейну данной реки и другими причинами и меньше зависит от той широтной зоны, где данный отрезок долины расположен — длительные разливы в летнее время наблюдаются и в Нижней Оби, и в Нижней Волге.

Э. Е. Роднянская преувеличивает значение зональных факторов в формировании природы речной долины. Такие особенно важные факторы речной долины, как гидрологический режим и пойменный климат, она относит к категории зональных, а отсюда и конечный ошибочный вывод о преобладании в речных долинах зональных, а не азональных черт.

При обсуждении дискутируемого здесь вопроса необходима четкость в его постановке: что первично в существе поймы — азональные или зональные ее особенности. Именно нечеткость такой постановки может и нередко приводит к дискуссии. Речь идет, следовательно, о правильной оценке главного и второстепенного в природном явлении. Выше уже говорилось об этом, когда речь шла о взглядах Н. А. Солнцева на дельту как зональное явление.

Пойма реки в большей или меньшей степени всегда впитывает в себя зональные (материковые) явления. Последние могут проявлять, а могут и не проявлять себя в долине. Но это не должно и не может вуалировать основную азональную сущность речной долины.

Недостаточно четко решал обсуждаемый здесь вопрос и В. В. Алехин (1925, 1951), хотя именно он очень настойчиво отстаивал принцип своеобразия природы речной поймы. Характерно, что, говоря о растительности речных пойм как о явлении «азонально-зональном», В. В. Алехин ставит на первое место в этой формулировке азональный фактор, тем самым подчеркивая его первичность в характеристике поймы. Но он возражал против тезиса об однообразии пойменных лугов на пространстве Европейской России, где совершенно отчетливо выступают различные луговые области: степная область, лесостепная, лесная, северо-лесная. Да и в каждой области мы видим, в свою очередь, постоянную смену луговой растительности, например в степной по направлению к юго-востоку. Но ведь все указанные области, пишет В. В. Алехин, соответствуют климатическим зонам, и, значит, луговая растительность отражает условия своей климатической зоны. При этом наиболее сильно отражают зональные условия, по В. В. Алехину, луга мелких рек, менее сильно — луга рек крупных.

Правильнее между тем было бы говорить не только об отражении зональных факторов в пойме, но и об их глубокой трансформации здесь.

Некоторая эклектичность формулировки В. В. Алехина об азонально-зональной природе речной поймы привела среди части геоботаников к другой крайности — к переоценке значения зональных явлений в пойме, к резкому отрицанию принципа азональности, а также акцентировало внимание многих авторов на дискуссии, существуют ли различия природы поймы по ее продольному профилю. Речная долина в результате этой дискуссии стала рассматриваться очень часто как принадлежность разных ландшафтно-географических зон*.

Во многих современных трактовках обсуждаемого вопроса видны существенные отличия от точек зрения, высказанных в свое время А. П. Шенниковым (1914, 1941 и др.) и В. В. Алехиным (1925, 1951 и др.). Первый из них, описывая проникновение в пойму зональных явлений, признавал своеобразие речных долин, которые трансформируют зональные факторы, а сами являются чуждым организмом в теле материка. Второй автор, говоря о большом влиянии зональных факторов на природу долин, признавал и отдавал предпочтение в относительной оценке азональным чертам долины.

В отходе последующих исследователей от этих представлений нет, конечно, ничего предосудительного. Речь идет лишь о существующей непоследовательности в трактовке фактов и преувеличенной, односторонней оценке роли зональных факторов. Некоторые авторы, категорически возражая против представления об азональности поймы, нередко входят также и в видимые противоречия в оценке ее роли.

С такой противоречивой оценкой роли зональных и азональных явлений в речной пойме мы встречаемся в работе К. И. Фаткина (1952). Эта роль, по его мнению, в конечном счете зависит от соотношения воздействий зонального климатического фактора и незонального гидрологического фактора. Он пишет, как о несомненном факте, что в общем ландшафт поймы любой равнинной реки зонален, ибо водораздельные факторы оказывают на него решающее влияние, действуя большую часть года. Но, характеризуя влияние зональных факторов на разные морфологические части долины, К. И. Фаткин пишет о том, что это влияние очень своеобразно на прирусловую часть поймы, которая испытывает значительное ежегодное аккумулятивное воздействие реки и характеризуется отложением грубозернистого материала, формированием слоистых и слоисто-зернистых почвенных примитивов, влаголюбивой растительностью, свойственной прибрежьям большинства рек, и т. д. Эти особенности компонентов пойменного ландшафта, по К. И. Фаткину, образуют своеобразные, ни с чем не сравнимые комплексы прирусловой поймы. Вследствие ежегодного интенсивного отложения речного наноса зональные факторы (в первую очередь климатический) не могут существенно влиять на природу этой части поймы, которая должна быть отнесена к незональным образованиям, но свойственна преобладающему большинству пойм равнинных рек.

Из дальнейшего текста той же работы оказывается, что не только прирусловая часть поймы столь своеобразна и не может быть отнесена к зональным категориям, но и в притеррасной (прикоренной) части поймы аккумуляция сравнительно невелика, зато решающую роль приобретает поёмность, определяющаяся продолжительностью и высотой стояния паводковых вод. Поёмность приводит к дополнительному, подчас избыточному увлажнению, следствием

* Характерно, что Л. С. Берг (1947) ссылался именно на работы геоботаников, прежде всего на В. В. Алехина, когда писал о зональности речных пойм и их тесном соответствии с ландшафтными зонами.

чего является формирование здесь ландшафтов болотно-солончакового ряда (болотного — на севере, солончакового — на юге), которые могут быть отнесены к интразональным. Влияние зональных факторов в пределах притеррасной поймы, согласно К. П. Фаткину, опять-таки не решающее.

Максимально действуют зональные факторы, и в первую очередь климатический, лишь в центральной, как правило, наиболее широкой части поймы, где аккумуляция и поемность имеют среднее значение, а направление развития ландшафта, по К. И. Фаткину, идет в сторону водораздельного. Наиболее рельефно это прослеживается в особенностях почвенно-растительного покрова поймы.

Здесь нельзя не видеть противоречий с основным выводом К. И. Фаткина, что «нигде пойма в целом не формирует вполне оригинального, свойственного только ей ландшафта, который давал бы право отнести его к разряду незональных образований, не встречающихся в пределах водораздела данной или сопредельной зоны».

Это противоречие не снимается и оговоркой автора о значительной роли незональных факторов в формировании некоторых частей поперечника поймы. Как видно, речь идет, в частности, о прирусловой части поймы, а она как раз наиболее едина по всему продольному профилю речной долины. Азональные свойства, таким образом, характеризуют речную долину на всем ее протяжении.



Речные долины, занимая интразональное положение, непосредственно соприкасаясь на разных отрезках продольного профиля с разными зональными условиями, неизбежно испытывают на себе их влияние, но нужно учитывать, что это зональное влияние не деформирует ландшафт долины до уровня междуречий. Как ни значительно воздействие зоны, долина не теряет своего ландшафтного своеобразия, единого в разных зонах.

Влияние окружающего климата, стока, проникновения в долину зональных видов приводит к сочетанию здесь азональных и зональных явлений. Но эти зональные признаки привходящи. Их положение в долине весьма динамично и изменчиво. Некоторые из них, например зональный климат, имеют более постоянное влияние на долины и их ценозы, но действие их преломляется и изменяется в долине специфическими условиями самих речных долин.

В пределах долин наблюдается характерное напластование и трансформация зональных явлений, но это не должно затенять первичную и основную сущность речных долин как азонального типа ландшафта.

Не целесообразно характеризовать речные долины в физико-географическом отношении двойным наименованием «азонально-зональные». Как видно из обзора, прибавка «зональные» является со стороны В. В. Алехина попыткой отразить несходство природы речной долины по ее продольному профилю.

Наличие многих зональных черт в природе поймы вследствие ее интразонального положения должно рассматриваться в качестве одной из характерных черт речных долин как азонального типа ландшафта. Это единственная ландшафтно-географическая формация, испытывающая на себе на разных широтах влияние разных зональных факторов.

Выше мы привели аргументы в защиту ландшафтно-географического своеобразия речных долин, возражая против точки зрения, принадлежащей в основном сторонникам зональной концепции. Одни из них видят сходство и идентифицируют речную пойму с одной ландшафтно-географической зоной (А. П. Кузякин), другие авторы (Л. С. Берг, Н. А. Солнцев) — с разными ландшафтно-географическими зонами. Нельзя не отметить, что эти точки зрения взаимно противоречат и исключают друг друга, одновременно вскрывая границы и диапазоны возможных субъективных представлений. В защиту и в угоду отстаиваемого принципа всеобщей зональности сторонники этих точек зрения искусственно подгоняют к одной схеме сложное природное явление. Но речная пойма — это и не лесостепь, и не тундра, и не пустыня. При объединении речной долины с той или иной зоной упускается возможность выявления биологического своеобразия этого типа ландшафта.

Речные долины нельзя приравнять ни к одной ландшафтно-географической зоне. Это особая физико-географическая категория, интразональная по топографии и азональная по существу.

Кто признает физико-географическое своеобразие речных долин, не укладывающееся в границы признаков, свойственных ландшафтно-географическим зонам, тот не может не отнести долины к категории азональных. Речная долина так же едина и самобытна, как един и самобытен сформировавший ее речной поток. В системе ландшафтно-географических категорий речная долина занимает особое место, являясь как бы «азоной».

В ходе формирования речной долины от неразработанной лощины до широкой поймы и дельты можно проследить последовательные этапы развития ее азональных черт. В различных геоморфологических типах речных долин, описанных Р. А. Еленевским (1936а), отражены пути и этапы этого генезиса (Шанцер, 1951).

Геоморфология долины, смена по ее продольному профилю разных скульптурных типов, отражающих историю мигрирующего русла реки, интенсивность и направление эрозионных и аккумулятивных процессов вскрывают и развитие азональных черт долинных биоценозов.

На то, что степень влияния зональных факторов на природу поймы постепенно убывает от верхнего течения к нижнему, где влияние зональных факторов сводится к минимуму, указывал А. Я. Бронзов (1926, 1929а).

Различные этапы развития азональности характеризует и доля участия в долинных биоценозах зональных форм. Внутризональное расположение речных долин способствует подключению к их биоценозам различных зональных видов или их комплексов, доля участия которых в ценозах зависит от многих причин, в том числе и от степени разработанности долины. Чем моложе современная речная долина, тем более крепкие связи и больше признаков общности обнаруживается между материковыми и долинными биоценозами (Бронзов, 1926, 1929а; Шенников, 1941 и др.).

У таежной равнинной или горной речки, где влияние разливов

на биоценозы сводится к минимуму, казалось бы, азональных признаков вовсе нет и такую долину есть основания включать в зональную формацию. Но и у биоценозов такой неразработанной долины есть много признаков, характеризующих ее азональную природу. И речь идет не только о самом водном потоке с его биоценозом, многие компоненты которого, как и сам водный поток, не связаны с какой-либо определенной широтной зоной, но и о характерных наземных видах, связанных экологически с неразработанной долиной и ведущих полуводный образ жизни (норка, выдра и др.).

Высказанную точку зрения подтверждают данные Ф. И. Страутмана (1953), относящиеся к горным долинам Карпат. Этот автор пишет, что на разнообразие фауны птиц речной долины и даже ее участков в значительной мере оказывает влияние фауна окружающих горных ландшафтов. Однако в речных долинах имеется определенная господствующая там группа видов птиц, очень сильно связанных с дном и склонами долин, с речными террасами, берегами рек, населенными пунктами, полями, выгонами. Большинство из этих птиц не «отрываются» от дна и склонов долин и, как правило, не поднимаются высоко, не заселяют полян, опушек и лесосек. Только следуя речными долинами, некоторые виды выходят на свободные от леса перевалы основного и боковых водоразделов.

Различия между неразработанной долиной и водоразделом обнаруживаются также в структуре населения беспозвоночных животных. Как показано И. В. Стебаевым и В. В. Волковинцер (1964), при исследовании долины Оми (Новосибирская область), в ряду сообществ беспозвоночных гидроморфных почв по мере перехода от болотных лощин к вершинам водоразделов и далее к долинным лощинам происходит увеличение удельного обилия представителей мезофитно-лугового комплекса, проникновение животных в глубокие горизонты почвы и, наконец, замена среди руководящих форм водных и поверхностных видов видами типично наземными и роющими.

Сказанное об особом положении речных долин и их биоценозов как явлениях азональных, следовательно, относится и к неразработанным речным долинам. Притоки большой реки, текущие в широтном направлении и на всем протяжении расположенные в пределах одной ландшафтно-географической зоны,— типичное азональное явление. Это справедливо и в случае, если речь идет о таежном притоке, где лес подходит к самому урезу воды. Даже и в этом случае с долиной реки, ее руслом, берегами и песчаными отмелями, отвесными ярами связаны своеобразные компоненты биоценоза, вне долины не живущие, присутствие которых в данной зоне обязано именно наличию речной долины. Собственно междуречье данной зоны речные представители не характеризуют, так как связаны бывают часто с долиной реки и в пределах другой ландшафтно-географической зоны.

Специфичность долинных биоценозов и условий их существования особенно возрастает на тех участках речных долин, где начинает проявляться влияние разливов.

Притоки Оби в их нижнем течении, как правило, имеют уже хорошо разработанную пойму, нередко простирающуюся вдоль русла на десятки километров. Пойменные участки нередко встречаются у неразработанных в целом долин и в среднем течении речек. Неразработанность речных долин у притоков Оби в таежной зоне представляет собой часто лишь результат первого впечатления. У таежных притоков Оби — Ларьегана (Александровский район Томской области), Шудельки (Колпашевский район) и других вдоль русла постоянно обнаруживаются заливаемые в период половодья староречья. При биологиче-

ской характеристике таких притоков выясняется, что связь их биоценозов с зональными ландшафтами уже не столь прочна, как у долин, где зональные типы леса подходят к самому урезу реки.

По мере того, как долина все больше и больше разрабатывается и пойменный фактор становится определяющим в условиях существования биоценоза, природа речной долины приобретает все больше черт азональности.

Если в верховьях большой реки луга в неразвитых долинах еще мало отличаются от низинных материков, то ниже по реке эти различия (Шенников, 1941) увеличиваются. В широких поймах больших многоводных рек луга приобретают своеобразные черты.

Генезис азональности речной долины, прослеживаемый от верхнего к нижнему течению реки и сложно преломляющийся во взаимоотношениях азональных и зональных явлений, очень несходно протекает и в различных частях поперечного профиля долины. В процессе формирования морфологической структуры поймы некоторые ее части последовательно выходят из-под влияния пойменного режима и начинают впитывать в себя все больше зональных черт. Этот процесс смены биоценозов находит свое завершение при формировании второй и последующих надпойменных террас, вовсе теряющих зависимость от эрозионных и аккумулятивных процессов речного русла и приобретающих все больше черт соответствующей широтной зоны. В поймоведческой литературе процесс смены биоценозов на участках поймы, выходящих из-под влияния разливов, хорошо изучен (Шенников, 1919, 1941; Бронзов, 1929а; Соболев, 1935; Еленевский, 1936а; Раменский, 1938; Работнов, 1950; Беклемишев, 1956; Добровольский, 1960; Роднянская, 1963а; Миркин, 1965, 1967; и др.).

Уместно здесь напомнить высказывание по этому вопросу А. П. Шенникова (1919), который писал, что разные зоны долины испытывают экстразональное влияние материка в несходной степени. Низкие уровни приречной зоны находятся под наибольшим воздействием реки. Именно их сообщества наиболее отличны от материковых и наиболее сходны между собой по видовому составу в долинах самых разнообразных рек в разных климатических областях. В этом отношении они стоят немного выше водных сообществ. Если долины находятся в разных климатических областях, то чем выше уровень луга, тем различий в видовом составе больше. Под наименьшим воздействием реки находится примагериковая зона. И как раз здесь сообщества очень близки к материковым. Можно сказать, что влияние климата водоразделов на долины возрастает по мере поднятия от низких уровней к высоким и по мере удаления от реки.

Особенности пойменных почв на участках, вышедших из-под влияния поёмности, рассмотрены Г. В. Добровольским (1960). В поймах рек таежной зоны на участках сильно ослабленной или прекратившейся поёмности и аллювиальности образуются под пологом хвойного леса дерново-подзолистые и подзолистые почвы; на подобных же участках в поймах рек смешанных и широколиственных лесов под пологом пойменных дубрав образуются почвы типа серых лесных; в поймах рек лесостепи и северных степей, на участках ослабленной поёмности и аллювиальности, по остепненным лугам распространены лугово-черноземные почвы. Эти пойменные аналоги зональных типов почв, по словам Г. В. Добровольского, обладают такими же морфологическими признаками, как и зональные внедолинные почвы, но сформированы они на слоистом аллювии современных пойменных террас. Лишь некоторые признаки отличают их от зональных почв. К таким признакам автор относит слоистость нижней части профиля почв и большое количество железисто-марганцовистых стяжений

в верхней части их профиля (второй признак характерен для речных долин с интенсивной миграцией железа).

Как отмечает И. И. Плюснин (1949), преобразование пойменных (аллювиальных) почв в почвы зонального ряда в разных ландшафтных зонах происходит с различной скоростью. Наиболее быстро трансформация почвенного покрова протекает в условиях сухого климата, например в полупустынях и пустынях, где уже на высокой пойме Волго-Ахтубинской долины развиты типичные зональные бурые почвы. То же, по словам Ф. Н. Милькова (1953), справедливо и по отношению к степной и лесостепной зонам. Трансформация пойменных почв речных долин лесной зоны в зональные подзолистые почвы протекает значительно медленнее.

Приобретение ценозами зональных черт по мере освобождения некоторых частей поймы от воздействия разливов не должно вуалировать исходную картину и не может служить доводом к отрицанию азонального характера природы речной долины, так как речь идет о компонентах, на которые уже не распространяется влияние наиболее характерного азонального явления — разливов.

В различных вариантах и соотношениях азональных и зональных явлений в современных и древних речных долинах, таким образом, вскрываются своеобразные черты и ход развития азональности речных долин.

Одновременно в ходе формирования долинных биоценозов происходит смена азональных признаков. При развитии в долине пойменного режима многие формы исчезают или меняют направление адаптивной эволюции. Выработка амфибиотических и других приспособительных признаков у растений и животных отражает этот процесс.



БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И РАЗНОГОДИЧНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЙМЕННЫХ БИОЦЕНОЗОВ

ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОЙМЕННЫХ БИОЦЕНОЗОВ

Часами можно ходить по темной тайге или выжженной солнцем степи будучи иногда даже подавленным их однообразием, а нередко и безмолвием, но, выйдя к речной долине, всегда поражаешься свежестью и щедростью живой природы, тучными лугами, ярким зеленым колоритом поймы. Эта концентрация жизни в речных долинах постоянно и везде обращает на себя внимание (рис. 7). Природное богатство речных долин—характерная особенность всех зон.

Поросшие пышной растительностью поймы, или «наволоки», по словам Г. И. Танфильева (1911), представляют характернейшую особенность рек Тиманской тундры. Луга по рекам Пеше, Суле, Печоре и Индиге этот автор сравнивает с лучшими посевными лугами более южных широт. Трава в поймах тундровых речек до того густая, что производит впечатление засеянного поля.

Продуктивность фитоценозов речных пойм может в несколько раз превосходить продуктивность фитоценозов окружающих внепойменных территорий (Миркин, 1969). Особенно сильно отличаются между собой в этом отношении пойменные и лесные суходольные пастбища. Если на водоразделах наблюдается прогрессивное снижение травостоя, то на пойменных угодьях урожаи трав бывают всегда очень высокими (Денисов, 1962; Тюменцев, 1963). Даже в Нижней Оби с ее длительными разливами луга почти не знают неурожаев (Барышников, 1933).

Кормовая продуктивность заливных лугов не только в количественном выражении, но и по качеству превосходит продуктивность суходольных луговых трав*.

Природное богатство речных пойм проявляется и в большем видовом разнообразии растительности по сравнению с внепойменными территориями. Сопоставляя биологические спектры флоры степи, нагорной дубравы, поймы и второй террасы, И. Г. Зоз (1956) отмечает видовое увеличение флористического богатства в направ-

* Не везде в поймах луга отличаются высокими кормовыми качествами. Так, в Средней Азии большинство растений речных долин кормового значения не имеет, но представляет огромный резерв ценного сырья разнообразного хозяйственного значения (Кербабаев, 1967).



Рис. 7. Река Чуя (Кош-Агачский район Горно-Алтайской автономной обл.). Фотография иллюстрирует сосредоточение в речной долине древесной и кустарниковой растительности. Фото автора.

лении: степь (247) — дубрава (291) — пойма (395) — боровая терраса (456). Наблюдается также увеличение числа видов, присущих только одному из следующих элементов речной долины: степь (87) — нагорная дубрава (103) — пойма (195) — боровая терраса (180). В обоих случаях явственно заметен флористический гиатус между степью и дубравой, поймой и боровой террасой.

В флористическом отношении отличаются исключительным обилием крутые склоны речных долин. Так, на участке в 18 га по правому берегу Дона обнаружено 537, а на участке в 67 га — на левом берегу — 596 видов цветковых и папоротникообразных растений.

В пойменных лесах Оклахомы (Rise, 1965) встречено 42 вида деревьев, что в 3—7 раз больше, чем в смежном лесу горной местности.

В других поймах, чаще всего из-за длительных разливов, может наблюдаться сравнительная бедность видами долинных фитоценозов (см. гл. V), но в этих условиях постоянно отмечается богатство ассоциациями. Этого явления коснулся В. В. Алехин (1951), объясняя его разнообразием экологических условий в пойме и частой их сменой. На необычную пестроту в составе и строении луговых фитоценозов указывает также М. В. Марков (1955б).

Высокая биологическая продуктивность пойменных лугов связана прежде всего с природным плодородием местных почв. По сво-

ему эффективному и особенно потенциальному плодородию такие наиболее распространенные в поймах почвы, как дерновые зернистые, намного превосходят подзолистые и каштановые почвы, часто мало чем уступая тучным черноземам. Так, в метровом слое зернистых пойменных почв содержится гумуса 350—550 т/га, что в 5—7 раз превышает количество этого вещества в подзолистых почвах и в 3—4 раза — в каштановых (Шраг, 1954).

Естественное плодородие почв внутри поймы не одинаково. В пойме среднего течения Оки (Асмаев, 1959) оно достигает максимума в стадии зернисто-слоистой поймы, т. е. в стадии перехода от слоистой (прирусловой) поймы к стадии зернистой (центральной) поймы. Это обусловлено тем, что в указанный период развития поймы в почве складывается оптимальный пищевой и водно-воздушный режим.

Почвенное и растительное богатство поймы объясняется более выгодными, чем на водоразделах, трофическими условиями в речных долинах, которые вызваны работой воды и выносом солей водой, на что впервые указал В. Р. Вильямс (1919). В. Н. Беклемишев (1956) связывал с этим регрессивную фазу сукцессии, существующую на водоразделах. Она обусловлена обеднением верхних слоев почвы и положительных участков рельефа элементами зольного питания растений при одновременном вмывании части солей в нижние горизонты почвы. Эта фаза сукцессии представляет постепенное и медленное голодное вырождение живого покрова. Речные долины между тем находятся в оптимальных условиях солевого режима, так как через них проходят все соли и мелкозем, смываемые с водоразделов. Сообщества долин дольше водоразделов сопротивляются наступлению регрессивной фазы сукцессии. Поэтому в условиях влажного климата наиболее полного развития жизнь достигает именно в речных долинах. При аридном или семиаридном климате, пишет В. Н. Беклемишев, преимущества долин оказываются еще ярче; более благоприятные условия увлажнения способствуют возникновению в речных долинах суперклимаксов, т. е. сообществ более требовательных, сложных и продуктивных, чем допускаемый климатом господствующий в данной местности климакс (например, уремы на степных речках, тугаи речных долин среднеазиатских пустынь и т. п.).

Высокой биологической активностью и большой биогенностью отличаются пойменные почвы от дерново-подзолистых почв водоразделов, где вся жизнь часто бывает сосредоточена в основном лишь в поверхностном слое. Микробное население пойменных почв богаче, напряженность биологических процессов выше. Пойменные почвы оказались также менее токсичными, чем дерново-подзолистые почвы под смешанным лесом (Добровольский, 1957; Ковда, Добровольский, 1962; Бабьева, 1962; Стриганова, 1968).

Материалы почвенных зоологов говорят о богатстве речных пойм беспозвоночными животными, особенно дождевыми червями, которым принадлежит очень важная роль в пойменном почвообразовании.

В некоторых местах долины Днепра численность Lumbricidae достигает 1 млн. экз. на 1 га. Наиболее заселены дождевыми червями луга «влажной разности», количество червей снижается вдвое на сырых заболоченных лугах и меньше всего их на лугах «сухой разности» (Кришталь, 1936).

Сопоставляя структуру почв пойменных дубрав и пойменных лугов, Г. В. Добровольский и Н. Ф. Титкова (1960) показали, что исключительно высокая структурность почв светлых пойменных дубрав прирусловья и гривистой центральной поймы, высокая водопрочность структуры обусловлены огромным количеством в них капролитов дождевых червей. Среди последних преобладает такой энергичный структурообразователь, как *Allolobophora calliginosa*.

Сказанное о богатстве пойменных почв относится и к другим группам беспозвоночных животных. Уже при первом беглом знакомстве с пойменными почвами среднего течения р. Клязьмы поразило, по словам Ю. Г. Гельцера (1963), огромное количество не только дождевых червей, но и насекомых, их личинок, муравьев и других почвообитателей, буквально кишащих в дерновом горизонте. Здесь обнаружен разнообразный видовой состав и большое количество мезофауны — до 742 экз. с 1 м^2 отдельных участков (рис. 8).

Внимание Ю. Г. Гельцера привлек и тот факт, что количество и видовой состав почвообразователей весьма различны для почв водораздела и поймы, а также для различных участков рельефа самой поймы. Он приходит к заключению, что любой участок поймы (за исключением заболоченного притеррасья) по биомассе почвенных животных богаче, чем дерново-подзолистые почвы на коренном бе-

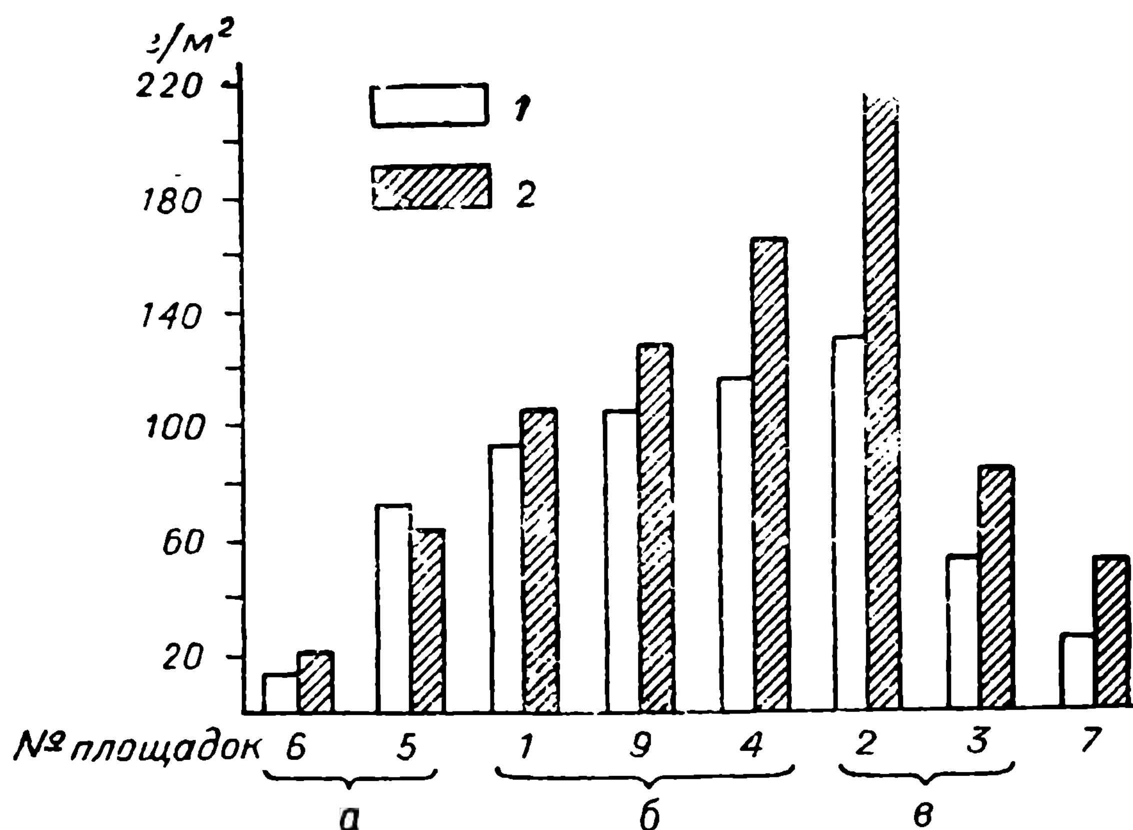


Рис. 8. Количество (биомасса) беспозвоночных в почвах долины р. Клязьмы на всю глубину встречаемости животных (по Г. В. Добровольскому, Ю. Г. Гельцеру, 1958).

а — притеррасье; *б* — центральная пойма; *в* — прирусловье; *г* — коренной берег. *1* — июль 1956 г.; *2* — август 1956 г.

регу (см. также: Добровольский, Гельцер, 1958; Стриганова, 1968; Franz и др., 1959).

Массовое скопление личинок хрущей на некоторых участках аллювиальной почвы в среднем течении Урала наблюдал Л. В. Арнольди (1954). В одном месте их приходилось 156 экз/м².

Пойменная фауна Среднего Поволжья отличается и особым видовым богатством жужелиц. В обследованном районе Н. М. Утробиной (1964) их было найдено 158 видов, подавляющее большинство которых приурочено именно к поймам Волги и Камы. В поймах рек жужелицы занимают самые различные стации: от прируслового вала до грив и пойменных лесов, причем видовой состав их и особенно количественные сочетания видов в этих стациях различны. В долинах мелких рек таежной зоны фауна жужелиц значительно беднее.

Благоприятные экологические условия и наличие разнообразной растительности, в том числе и древесной, способствуют богатству энтомофауны в нижнем течении Днепра и Днестра. Здесь на низких участках суши, заливаемых водой, в плавнях, на песчаных отмелях, лугах и в плавневых лесах энтомофауна представлена гораздо лучше, чем в степи (Лопатин, 1953).

Речные поймы выделяются особым обилием кровососущих двукрылых насекомых. Этому способствуют многочисленные канавы, копанки, колеи дорог и другие углубления, в которых задерживается вода после каждого разлива. Эти места очень благоприятны для массового выплода комаров (Безукладная, 1960).

Речные поймы отличаются богатством фауны слепней. К основным особенностям пойменных биотопов, благоприятствующих жизнедеятельности здесь слепней, Н. А. Виолович (1968) относит, прежде всего, избыточную увлажненность биотопов, сохраняющуюся обычно продолжительный период, и наличие оптимальных или близких к ним температур воздуха и почвы.

Высокий травостой, богатая древесная и кустарниковая растительность берегов многочисленных протоков, стариц, озерков и заболоченных участков поймы способствуют поддержанию повышенной влажности воздуха, необходимой для нормальной жизнедеятельности мезофильных и гигрофильных насекомых. Берега же водоемов, заболоченные и переувлажненные участки поймы, прилегающие к ним припойменные луга и леса служат местом обитания личинок и куколок многих видов слепней, в том числе и несвойственных данной ландшафтно-географической зоне.

Эти особенности весьма способствуют обогащению фауны слепней и ее видовой состав здесь обычно богаче и разнообразнее, чем на отдаленных от поймы участках той зоны, по которой протекает река. Как правило, количество слепней в пойме и припойменных участках значительно выше, чем в типичных для этой зоны отдаленных от поймы ландшафтах и стациях.

В пойме находят благоприятные условия существования и мошки, отрождающиеся в самом русле реки. Богатая древесная растительность типа уремы, где кровососы находят укрытие и дополнительное питание, средоточение поселений человека, наличие домашних животных, доставляющих основное питание самкам, все это способствует обилию мошек в пойме. Менее благоприятны (Рубцов, 1952) условия для насекомых в степи (речь идет о бассейне р. Урала).

Из 51 вида кровососущих двукрылых, найденных в Волгоградской области, 39 видов (Олсуфьев, Петров, Хлюстова, 1958) обнаружены на территории Волго-Ахтубинской поймы, в том числе мошек — 3 вида, мокрецов — 3, комаров — 11, слепней — 20 и жигалок — 2 вида. В долине Волги обнаружено 22 вида кровососущих двукрылых, в основном тех же, что и на территории Волго-Ахтубинской поймы.

Наиболее распространенными оказались здесь мошки *Simulium maculata*, комары *Aëdes vexans*, *Aë. caspius*, *Anopheles hyrcanus*, *An. maculipennis*, *Culex modestus*, слепни *Tabanus sareptanus*, *T. autumnalis*, *T. bovinus*, *Chrysops relictus*, жигалки *Stomoxys calcitrans* и *Lyperosia irritans*. Соотношение господствующих видов за 3 года наблюдений было довольно постоянным. Эти же виды оказались наиболее многочисленными и в долине Волги выше Волгограда, за исключением *Tabanus sareptanus* и *Anopheles hyrcanus*, которые здесь не обнаружены. Мошки изобилуют на Волге, Ахтубе и по крупным протокам поймы; комары и слепни наиболее многочисленны в более интенсивно затопляемой паводком восточной части обследованной территории Волго-Ахтубинской поймы.

Разные меридиональные отрезки речных долин весьма несходны по населению и обилию кровососущих насекомых. По данным А. С. Мончадского (1956), большинство крупных и мелких рек севера является местом выплода значительного числа видов мошек. Некоторые виды достигают такой численности, что как кровососы во второй половине лета и осенью могут соперничать с комарами. Многочисленные болота, их берега и поймы рек служат здесь местом выплода слепней и мокрецов.

Поймы крупных рек — основное место массового выплода кровососов в лесной зоне, а на юге СССР особенно отличаются обилием комаров. В значительном количестве здесь встречаются и мошки, рост численности которых объясняется также миграцией личинок вниз по течению. Низовье и дельта Волги — хороший пример в этом отношении. Слепни здесь тоже находят весьма благоприятные условия для размножения. Мокрецы не столь многочисленны, но местами в Средней Азии и в Закавказье их нападение весьма заметно.

Речные поймы отличаются обилием и других групп насекомых. В некоторые годы резко возрастала численность стрекоз (на Оби таким был, например, 1965 год). О численном богатстве и видовом разнообразии пчелиных в пойме Урала пишет В. В. Попов (1952).

Богатство жизни в пойме проявляется также в большой биологической продуктивности рыбного хозяйства. По данным Б. Г. Иоганзена (Иоганзен и др., 1958), линейный и весовой рост рыб в водоемах Средней Оби, как правило, значительно превосходит рост их во многих других водоемах. Это объясняется обилием корма на заливных водоемах, способностью местных рыб к быстрому росту и повышению упитанности за сравнительно короткий вегетационный период, отсутствием значительной пищевой конкуренции между близкими по пищевому спектру видами.

Увеличение массы бентоса и планктона в пойменных озерах, вызываемое, по-видимому, большим процентом выживаемости потомства при слабой межвидовой конкуренции, Е. Ф. Гурьянова (1946) связывает с монотонностью количественного состава вследствие особых условий и специфичности долинных озер. При качест-

венной бедности состава в них идет значительное накопление биомассы. Биомасса бентоса и планктона достигает здесь величин, совершенно немыслимых для наиболее богатых (эвтрофных) континентальных озер. Если наибольшая биомасса бентоса была отмечена на эвтрофных германских озерах и равнялась 4000 кг/га, то в пойменных озерах биомасса бентоса нередко доходит до 40 тыс. кг/га, причем предельная цифра достигает 78 тыс. кг/га.

Л. А. Благовидова (1963) вычислила средние показатели бентоса по группам на единицу площади для различных групп. Оказалось, что биомасса бентоса постепенно снижается от прирусловых водоемов к притеррасным и материковым. Группировка пойменных и материковых озер по высотным отметкам (водоемы низкого, среднего и высокого уровня) в условиях поймы Оби говорит о закономерном увеличении кормовых запасов для рыб в водоемах низкого уровня заливания и уменьшении кормовых запасов в водоемах высокого уровня, наиболее удаленных от Оби. Эти различия в развитии бентоса находятся в непосредственной связи с положением водоемов в генетическом ряду поймы и отражают положительное влияние разлива на развитие бентоса в озерах поймы (Попова, Сафонова, 1961; Куксн, Левадная, 1963; Андреев и др., 1963).

Поймы разных рек несходны по биомассе бентоса и планктона. Так, если биомасса населения дна пойменных озер Волги у Саратова исчисляется десятками тысяч килограммов на гектар, то в лучших пойменных озерах р. Вычегды биомасса бентоса не превышает 200 кг/га. О. С. Зверева (1948) объясняет эту разницу возрастом пойменных террас и связанными с этим особенностями аллювиального режима. Особенно богаты по своим кормовым ресурсам дельты южных рек (например, Волги). Дельты северных рек по развитию планктона и бентоса значительно беднее. На Оби особенно хорошими кормовыми качествами для рыбы отличаются затоны (Жадин, 1950, 1967).

Совсем другую картину в кормовом и рыбном отношении представляют водораздельные (таежные) озера, на долю которых в Западной Сибири приходится около 60% поверхности водоемов таежной зоны. С точки зрения физико-химических и биологических показателей, непойменные озера таежной зоны Н. П. Аршинов (1963) делит на три типа: заморные, незаморные и с чертами олиготрофии. Первый тип характеризуется слабой минерализацией воды, значительным развитием сплавин, ведущих к заболачиванию и заморности, богатством гуминовыми веществами, мощным слоем на дне торфяных отложений с детритом, слабокислой средой. Цвет воды в них коричневый. Такие озера или безрыбные, или заселены карасями и озерным гольяном.

Два других типа таежных озер принадлежат к незаморным водоемам. Из них один относится к числу обычных в тайге дистрофных водоемов, характеризующихся большой заиленностью со значительным содержанием детрита, коричневым цветом воды и заболоченностью берегов. Планктон и бентос в них бедны в качественном и количественном отношении. Из планктона здесь преобладают коловратки, единично встречаются ракообразные и водоросли. Биомасса бентоса в летний период в глубинной зоне равна 61, в береговой — 112 кг/га. В составе зообентоса первое место по количеству особей принадлежит малощетинковым червям.

Очень ярко богатство жизни в речной долине проявляется в обилии и разнообразии млекопитающих и птиц. Характерна при-

уроченность массовых захоронений остатков ископаемых животных к древним и современным речным долинам. Обращает на себя внимание соединение здесь животных, принадлежащих разным типам местности — степи, полупустыне, пустыне и лесу (Верещагин, Громов, 1952; Верещагин, 1953а, б).

На поразительное сосредоточение зверей и особенно птиц, гнездящихся около речных долин, указывал Н. А. Северцов (1950) при описании периодических явлений в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии.

В пойме Волги и Камы (Попов, 1953) встречается 249 видов наземных позвоночных животных из 397, встречающихся в ТАССР. Если в ТАССР водится млекопитающих 67 видов, то в пойме 35 (52,2%), птиц соответственно 264 и 201 (76,1%), пресмыкающихся — 7 и 5 (71,4%) и земноводных 10 и 8 (80%). Об исключительном богатстве животного населения в речных долинах Поволжья писал также М. Н. Богданов (1871), который пришел к выводу, что в Поволжье нет другой местности с таким разнообразным и многочисленным животным населением, как долина Волги.

В долинах рек Удмуртской АССР Ю. К. Попов (1960) в гнездовой период отметил 127 видов птиц, т. е. 18,5% встречающихся в СССР.

В пойме Оби (Гынгазов, 1963) гнездится свыше 170 различных видов птиц, причем все водоплавающие, а также чайки, крачки, большинство куликов, береговые ласточки и другие гнездятся постоянно в пойме. Некоторые воробьиные и часть хищников приспособились гнездиться как в пойме, так и за ее пределами. А такие птицы, как круглоносый плавунчик, краснозобик, кулик-воробей и белохвостый песочник, в течение летнего периода встречаются в пределах поймы, хотя гнездятся только в самых северных ее частях, что лишний раз говорит о благоприятных условиях обитания на всем протяжении поймы. Здесь гнездятся даже виды, связанные с поймой только территориально, например, глухарь, рябчик, юрок, зяблик и некоторые хищники (Дубовик, 1967).

На существенные количественные отличия фауны поймы Мологи и Шексны от фауны междуречья указывает М. Л. Калецкая (1957). Она приводит данные Л. П. Сабанеева о бедности фауны рукокрылых в хвойных лесах северной части междуречья в отличие от поймы (см. также: Приезжев, 1953).

Богатство жизни пойменных озер рек Мологи и Шексны описывает Ю. А. Исаков (1949а). Обилие водоплавающих птиц на водоемах поймы составляло очень резкий контраст с озерами древнеаллювиальной территории.

Это видно хотя бы из того, что на озерах и реках поймы автор зарегистрировал 282 утиных выводка (83% встреченных за период полевых работ). За то же время на водоемах древнеаллювиальной равнины, составляющей более 80% площади междуречья, было найдено всего 59 выводков (17% общего количества). Распределение утиных гнезд и выводков по водоемам различного типа было весьма неравномерным. Если на одних держалось по 26 выводков, то на других их не было совсем. По частоте встречаемости первое место занимали кряквы. За ними следовали чирки-свистунки и трескунки, потом шилохвости и, наконец, широконоски. На отдельных озерах было много выводков гоголя. Реже встречались хохлатые чернети и совсем единично свиязи и серые утки.

На заливных лугах, перемежающихся с озерками и осоковыми болотами и простирающихся по долине на много километров, было царство куликов, которые встречались и на суходольных участках луга и около мочажин. В кочковатых осоковых болотах держались большие кроншнепы, на лужах около лес-

ных опушек — кулики-черныши. В начале мая на 8-километровом пути по лугам было встречено 38 чибисов, 10 больших кроншнепов и 11 чернышей. В осоковых болотах все лето встречались турухтаны и большие улиты. Чрезвычайно характерными для мокрых лугов были дупели.

Небогата, но своеобразна, по данным Ю. А. Исакова, фауна речных берегов. Их наиболее многочисленными обитателями были кулики-перевозчики. Нередки в весеннее время и кулики-мородунки, но летом они встречались лишь единицами. На песчаных пляжах с редкими дерновинками злаков гнездились кулики-сороки, зуйки и сизые чайки. Последние селились не колониями, а разрозненными парами.

Поймы рек — наиболее кормные участки для хищных птиц и весьма благоприятны для их планирующего полета, поскольку здесь образуются восходящие воздушные потоки. Если среднее количество хищников на километр маршрута в поймах рек равнялось 0,28, то в степи и на полях — 0,25, в островных лесах — 0,12, в таежной зоне — 0,03 (Попов и др., 1954).

Особенно богаты орнитофауной нижние части речных долин и их дельты. В отношении Дуная, Днепра, Днестра и Волги об этом пишет Л. Ф. Назаренко (1966). Богатство и разнообразие фаунистических комплексов в значительной мере объясняется не только многообразием здесь ландшафтов, но и сохранением их в мало измененном состоянии (плавни в дельтах и пр.). Совсем другая картина в прилежащих степях и лесостепях, где природные ландшафты сильно преобразованы и имеют вид небольших включений на фоне окультуренной степи и южной лесостепи.

О том, что долинные леса Дуная по орнитофауне наиболее богаты в Словакии, пишет Е. И. Турчек (Turček, 1957).

В дельте Волги (Маркузе, 1964) только рыбоядных птиц насчитывается 19 видов. При изучении их роли в условиях рыбных хозяйств дельты оказалось, что из 19 видов, обитающих здесь, 7 (большая, серощекая и черношейная поганка, речная, белощекая, черная и светлокрылая крачки) гнездятся в рыбхозах. Два вида (большая и малая выпь), возможно, гнездятся в рыбхозах, но они очень редки. Десять видов кормятся в рыбхозах после гнездовых кочевок, в том числе 8 видов голенастых (каравайка; колпица; серая, рыжая, желтая, большая белая и малая белая цапли; кваква) прилетают в рыбхозы иногда большими стаями; большой баклан залетает в единичных случаях, обыкновенная чайка посещает рыбхозы, когда они уже не функционируют.

Среди птиц, прилетающих в рыбхозы в послегнездовой период, наиболее многочисленны большая белая и серая цапли, каравайка и кваква. В стаях птиц, кормящихся в одном рыбхозе в первой половине августа, встречается до 100—400 особей каждого вида. Менее многочисленны малая белая и рыжая цапли — в одном рыбхозе (при максимальной численности) их встречается одновременно не более десятка. Единичны в рыбхозах желтая цапля и колпица.

Несмотря на обилие рыбоядных птиц, они не оказывают сколько-нибудь существенного влияния на воспроизводство молоди рыб в нерестово-выростных хозяйствах дельты Волги.

Многие виды птиц живут в дельтах южных рек в течение круглого года. Так, дельта Дуная представляет собой наиболее крупное место зимовок водоплавающих на территории Украины — серый гусь в пределах УССР зимует фактически только здесь; довольно много в дельте лебедей, различных видов уток, лысух и др. (Федоренко, 1959, 1966),

В первой главе приводились данные И. П. Лаптева (1963) о большом охотохозяйственном значении речных долин.

В таежной зоне наибольшая плотность популяций в поймах рек бассейна Оби отмечена для 14 видов млекопитающих, которые уже используются или могут использоваться в будущем как объекты охотничьего промысла. В южной полосе таежной зоны плотность значительно слабее, поскольку здесь и вне поймы для многих видов имеются хорошие условия обитания. Как все это влияет на распределение добычи пушных зверей, И. П. Лаптев показывает на следующих примерах. В Сургутском и Березовском районах зимой 1952/53 г. горностаев было добыто в пойме Оби по 35, а вне поймы — по 21 на охотника; лисиц соответственно — по 3,9 и 1,4, зайцев — 11 и 2. При этом за пределами поймы Оби большая часть зайцев, горностая и лисицы добывалась в поймах ее притоков.

В некоторых районах страны поймы рек оказались очень благоприятными для акклиматизации ондатры. Так, пойма Оби в Томской области дает 80% пушного выхода шкурок этого вида (Пашкевич, 1969).

Акклиматизация ондатры оказалась эффективной в Каракалпакии, обеспечив повышение продуктивности дельты Амударьи. От 335 зверьков, выпущенных в 1944 г., появилось столь многочисленное потомство, что через 6 лет стало возможным заготавливать за сезон более 511 тыс. шкурок. В 60-х годах ондатра встречалась почти во всех водоемах низовья дельты Амударьи, а стоимость шкурок ондатры составила более 60—80% заготовленной в Узбекистане пушнины (Реймов, 1962).

О том, что ондатра более многочисленна в пойменных водоемах Оки, чем в лесных озерах и болотах, сообщает Ф. В. Иванов (1966).

Говоря о глубоких различиях речных долин и водоразделов в отношении животного мира, Ф. Н. Мильков (1953) пишет, что речная долина Русской равнины рисуется на фоне равнинных водоразделов своеобразной зоологической осью, обладающей наибольшим разнообразием и плотностью животного населения. По мнению Н. П. Дубинина и Т. А. Торопановой (1956), орнитологическое богатство речных долин является правилом.

Существуют различные точки зрения, объясняющие богатство и разнообразие животного населения речных долин. По мнению Н. А. Северцова, летние засухи в мае и июне, которые всего чувствительнее бывают в степи, заставляют многих животных искать прибежища в пойме; имеют значение и суточные изменения температуры и зависящие от нее суточные изменения влажности воздуха.

Комментируя эту точку зрения Н. А. Северцова, Ф. Н. Мильков (1953) пишет, что причина фаунистического богатства речных долин не просто климатическая, а фитоклиматическая и биогеоморфологическая. Главную роль, по его мнению, играет в этом рельеф, с которым связано разнообразие стаций в долинах рек. Рельеф обусловил не только микроклиматические различия между долинами и водоразделами, но и различную эффективность воздействия засух и других климатических явлений на растительность и животный мир в долинах рек и на водоразделах.

Обращает на себя внимание разнообразие биотопов в речных поймах. Здесь много всякого рода водоемов: озера и старицы, речки, протоки и болота, зарастающие водной и полуводной раститель-

ностью. Густые заросли деревьев и кустов по современным и древним прирусловым валам сменяются обширными площадями открытых и заросших кустами и сорняками лугов.

Так, в Волжско-Камской пойме около 60% поймы занято открытыми лугами, а 5% — кустарниковыми, 15% приходится на лесные гривы, 15% — на тальниковые заросли и около 5% — на водоемы (Попов, 1953).

Это разнообразие биотопов, обилие корма и убежищ обеспечивает в пойме существование разных экологических групп, в отличие от водоразделов, требующих большей специализации животных.

Надо подчеркнуть обилие и постоянство в речных долинах воды, которое обеспечивается ежегодными разливами. Контраст между речными долинами и зональными междуречьями особенно нагляден в годы засух, а также в периоды лесных и степных пожаров, когда в пойму устремляется много типично зональных форм животных. В засушливые годы, особенно на юге, речные поймы с их большой влажностью становятся почти единственным прибежищем для многих видов животных. На примере полевой мыши, предъявляющей высокие требования к влажности корма, это явление описывается для степной зоны Н. П. Наумовым (1948). По данным Н. А. Северцова (1950), на юге европейской части страны из речных долин в степь переселяется 1 вид, а из степи в речные долины — 7 видов животных.

Условия для переживания неблагоприятных и особенно засушливых периодов находят в поймах и многие насекомые.

Из земляных блошек (*Coleoptera*, *Halticinae*, *Chrysomelidae*) здесь обнаружены (Палий, 1956) волнистая (*Phyllotreta undulata*), светлоногая (*Ph. nemorum*), пасленовая (*Psylliodes dulcamarae*) и картофельная блошка (*Ps. affinis*). Эти виды, широко распространенные в лесостепи, встречаются в сухие годы только в пойме. Пойма, следовательно, приводит фауну таких видов к стабильности, играет буферную роль в меняющихся от сезона к сезону условиях погоды.

Численность животных в речных долинах увеличивается и в связи с их сезонными миграциями с коренных берегов. Даже такие лесные птицы, как дятлы и тетерева, о чем писал еще в 1900 г. Б. М. Житков на примере р. Алатырь, нередко встречаются в пределах поймы.

Бедность водоразделов животным населением особенно велика зимой (Мильков, 1953). Плоские и безлесные степные равнины не защищают от морозов и холодных ветров и вдобавок бедны кормами. Поэтому звери и птицы с наступлением морозов и установлением снежного покрова откочевывают в речные долины и в нагорные леса.

Одна из причин обилия животных в пойме — их бо́льшая здесь, чем на водоразделах, плодовитость. Среднее количество эмбрионов у малой бурозубки (Попов и др., 1954), добытой в пойме, было значительно выше (9, 8), чем у экземпляров, добытых в лесу (7, 6). То же отмечено и у куторы (соответственно 9 и 7). Видимо, в пойме ус-

ловия для обитания кутор более благоприятны, чем на лесных водоемах.

Популяция пойменных зайцев-беляков имеет не только большую плодовитость, но и больший средний вес (Попов и др., 1954). Так, если средний вес самки «луговых» зайцев-беляков равен 4,2 и самца — 3,9 кг, то в лесных биотопах надлуговой террасы соответственно 3,7 и 3,4 кг, а среднее количество эмбрионов у пойменных зайцев — 4,4, а в лесных биотопах — 3,9. У русаков также количество эмбрионов на одну размножающуюся самку в пойме несколько больше, чем в полевых биотопах.

У мышей-малюток, обитающих в пойме, величина помета больше, чем у живущих в полях и по опушкам леса (5,5 — в пойме и 4,2 — во внепойменных биотопах).

Иная зависимость у представителей лесных биотопов. Так, у рыжих полевок, обитающих вне поймы, зафиксирован более высокий выводок и более длительный период размножения, чем в пойме.

В пойменных местообитаниях нижнего течения Урала половая активность среди старых самцов и самок тамарисковой песчанки за три месяца (май — июль) отмечена в июне, когда в песках, вне поймы, беременных самок нет, а у самцов слабо развиты семенники (Фоканов, 1954). Повышенная активность размножения тамарисковой песчанки в середине лета В. А. Фоканов объясняет кормовыми условиями, которые в жаркий период лета наиболее благоприятны в пойме.

Видовая насыщенность биоценозов и большое видовое разнообразие характерно не для всех типов пойм и не для всех широтных отрезков. Имеет, несомненно, значение систематическая и экологическая принадлежность животных, по-разному реагирующих на затопление поймы полыми водами (см. гл. V). Речные долины более насыщены птицами, чем мышевидными грызунами. Видовой состав мышевидных богаче на междуречьях лесостепной зоны, так как он пополняется здесь представителями смежных таежной и степной зон, а также синантропными видами в связи с хорошей сельскохозяйственной освоенностью лесостепи.

В южной подзоне лесной зоны Западной Сибири число видов на зональных междуречьях также значительно больше, чем в пойме Оби (см. гл. V), что связано с ландшафтным разнообразием местности и разной степенью хозяйственной освоенности тайги.

Однако по мере продвижения от лесостепи на юг и на север видовое разнообразие пойменных ценозов возрастает. В Прикаспийской низменности долина и дельта Урала контрастно выделяются своей экологической обстановкой. Пойменный лес, реки, заливные луга и множество озер тянутся лентой через сухие степи, полупустыни и пустыни и, конечно, привлекают к себе множество птиц (Дубинин, 1953).

Особенно насыщены птицами долины среднеазиатских рек. Двигаясь вдоль поймы Амударьи, можно встретить почти все виды фауны, которые населяют обширную территорию от предгорий до Аральского моря и от Каспийского моря на западе до оазисов

предгорий Тянь-Шаня на востоке. У берегов Амударьи не гнездится только около 2% видов птиц из состава орнитофауны обширной территории двух пустынь (Гладков, 1936).

Степень насыщенности поймы видами птиц особенно наглядно показывает, насколько в ней благоприятны условия существования (особенно в тугаях). Отношение числа населяющих пойму видов птиц к площади поймы, выраженной в квадратных километрах, равно 0,16. Аналогичное отношение числа птиц пустыни к ее площади для Каракумов и Кызылкумов равно 0,0002. Разница весьма резкая.

Большее разнообразие фауны в пойме по сравнению с зональными междуречьями обнаруживаем и на севере, хотя здесь речные долины имеют меньше форм животных, чем долины южных рек (Реймерс, 1966).

О тесной связи в таежной зоне Коми АССР мышевидных грызунов с долинами рек пишут И. Л. Кулик и Н. А. Никитина (1960). Здесь численность зверьков в некоторых биотопах достигает значительных величин, тогда как водоразделы заселены слабо и на больших пространствах грызунов нет (особенно в бассейне Нижней Печоры, где значительные площади заняты верховыми болотами и ягельными сосняками).

В отношении тундры об этом пишет Ю. И. Чернов (1966). Здесь, на фоне общей бедности и однообразия собственно зональных плакорных формаций резко выделяются значительно более богатые и разнообразные по структурным особенностям группировки животного населения долины. На междуречьях в тундре В. М. Сдобников (1937) зарегистрировал 121 вид, выводящий здесь потомство, а в речных долинах — 183 (Дунаева, Кучерук, 1941).

Весьма различны состав и обилие животного населения на разных речках в пределах одной зоны, что зависит от степени разработанности их долин. Различия в этом отношении обнаруживаются даже на разных отрезках одной и той же реки.

Проведенный нами совместно с Д. В. Терновским учет птиц по неразработанным таежным речкам и в пойме Оби показал значительно большее разнообразие видов и общего количества птиц в пойме. Так, в таежной части р. Шудельки (Колпашевский район Томской области), в конце мая 1965 г. на 75 км маршрута по воде (4 часа езды на моторной лодке), где река имеет неразработанную долину, нами было учтено: куликов-перевозчиков 42 экз. (21 пара), куликов-чернышей — 4, свиязей — 5, гоголей — 17, крякв — 7, хохлатых чернетей — 2, чирков-свистунков — 26, чирков-трескунков — 2. При выходе из тайги в притеррасную часть на протяжении 14 км (40 минут езды) встречено: перевозчиков — 3, чирков-свистунков — 3, куликов-чернышей — 1, куликов-травников — 1, крякв —5, гоголей — 2, чирков-трескунков — 4, шилохвостей — 7, широконосок — 2, свиязей — 4; кроме того, встречено сизых чаек — 3, скопа — 1, т. е. соответственно по таежной речке — 1,4, а в притеррасной части поймы — 2,5 птицы на 1 км пути.

Особенно большое разнообразие и обилие птиц, не поддающееся

учету, отмечено нами весной в период разлива в пойме Оби. Здесь почти исчезают перевозчики, но зато появляется много турухтанов, много видов уток, лебеди, гуси и др.

Сходную картину мы наблюдали и по рекам Ларьегану, Ильяку, Северной — притокам Оби в Александровском районе.

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИВОВ НА ДИНАМИКУ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ РЕЧНОЙ ПОЙМЫ

В литературе особенно большой материал накоплен по разногодичной продуктивности пойменных лугов (Самойлов, 1966; Козлова, 1967; Миркин, Ишбулатова, 1967; и др.).

В Волжской пойме (Марков, 1950) в годы с большим разливом с гектара накашивают 18—27 ц сена, причем наиболее продуктивными оказываются луга среднего и высокого уровня. В годы со слабым разливом (и при засушливой первой половине лета) картина резко меняется. По причине сильного высыхания тяжелой суглинистой почвы (мертвый запас влаги в ней достигает 14—15%) и значительного понижения уровня грунтовых вод (который сильно зависит от величины разлива) масса сена, получаемая с лугов среднего и высокого уровня, снижается на 30—40%, причем особенно резкое снижение укосной массы наблюдается на лугах высокого уровня. На травостое лугов низкого уровня слабый разлив сказывается положительно, так как здесь некоторое снижение уровня грунтовых вод (которые все же остаются доступными для корней большинства растений) способствует лучшей аэрации и прогреванию почвы, а отсюда и лучшему развитию растений.

В пойме Лены в зависимости от характера разливов урожайность заливных сенокосов колеблется от 14 до 38 ц/га. Наименьший урожай отмечается при небольшом разливе, когда бывают залиты только низкие ложбины. Средняя урожайность заливных лугов при хорошем разливе реки — 12—20 ц/га. Большое значение имеет время половодья. Ранний разлив, когда почва еще не оттаяла, меньше отражается на развитии и росте растительности, чем поздний, при глубоко оттаявшей почве. Самый высокий урожай сена получен в год низкого разлива и с малым количеством атмосферных осадков, но с высоким запоздалым разливом в предыдущем году. Позднее половодье при глубоко оттаявшей почве, очевидно, создает в ней запас влаги, обеспечивающий урожай травы в следующем году (Шелудякова, 1957).

Для нижнего течения Оби с ее длительными разливами и сглаженностью рельефа продолжительное пребывание лугов под водой (Тарасенко, 1935) оказывает отрицательное влияние на травы, которые сильно вытягиваются, полегают, путаются, заносятся илом и часто покрываются плесенью. Косить их трудно, да и срок для сенокошения короткий. Наиболее благоприятны для сбора сена

в Нижней Оби годы с высокой, но быстро спадающей водой (Сапожников, Никитина, 1920; Барышников, 1933).

Р. А. Дыдина (1958) приводит следующие показатели урожая сена с пойменных лугов Ямало-Ненецкого округа в благоприятные по разливу годы: мелкозлаково-мятликовые луга — 20—28 ц/га, канареечниковые — 30—40, злаково-разнотравные — 25, водно-осоковые — 30—35, арктофиловые — 12—25, осоково-вейниковые — 20—25 ц/га.

В пределах Ханты-Мансийского округа урожаи в пойме выше, но и здесь на пойменных лугах Оби и Иртыша годы с длительным половодьем менее благоприятны для трав (см. таблицу).

Но в средней части Западной Сибири, на Иртыше (Бронзов, 1929а), в годы без разлива урожай пойменных лугов бывает совсем незначительный, а в годы с большим разливом наблюдается обратная картина. Большой разлив 1925 г. способствовал в пойме Иртыша высокому урожаю заливных лугов, хотя осадков с весны до начала покоса здесь не было. При малом разливе, особенно если он повторяется два года сряду, луговая растительность в Иртышской пойме почти совсем не развивается и пойма не косится, за исключением наиболее пониженных участков.

Как видим, динамика и амплитуда урожаев сенокосных лугов бывает несходной на разных участках поймы в один и тот же год. На самых высоких гривах, которые заливаются не ежегодно, колебания урожайности больше, чем в низких местах, ежегодно заливаемых полыми водами. Так, на севере, на высоком уровне поймы Вычегды продуктивность в зависимости от метеорологических условий колеблется по годам (повышается или понижается) в 5 — 10 раз (Котелина, 1967). На среднем и низком уровне эти колебания меньше, в среднем в 1,5—2 раза. Видовой состав луговых ассоциаций весьма постоянен по годам, но обилие растений (вес, количество побегов) колеблется довольно значительно. Условия года в пойме влияют

Урожайность сена на пойменных лугах Оби и Иртыша, ц/га

Луга	Средний по разливу год	Благоприятный по разливу год	Год с длительным половодьем
Смешанно-злаково-бобово-разнотравные	20—25	35	—
Вейниковые	25	40	—
Канареечниковые . . .	25	40	12—20
Злаково-разнотравные	20—25	35	8—15
Канареечниково-осоковые	20	35	9—18
Осоковые	20	25	5—12
Хвощовые	15	15	8—9
Прочие	5—20	5—30	5—10

существенно на соотношение (по весу) между массой злаков и разнотравьем и на питательность кормов.

Очень резко изменяется по годам жизненное состояние растений (высота, вес, ширина листьев), что сказывается на общей урожайности луга. Сроки перехода растений из одной фазы в другую изменяются на 15—20 дней, в зависимости от обеспеченности влагой, положения в рельефе и других факторов.

При сравнительном обзоре хода вегетации растительности Колыванской поймы Оби в 1955 (разлив продолжался около месяца, лето было жаркое и засушливое) и в 1956 гг. (разлив продолжался около 5—10 дней; в мае, июне — прохладная и дождливая погода) Е. Ф. Пеньковская (1963б, в) установила, что в 1956 г. по сравнению с 1955 г. прохождение фенологических фаз и общее развитие травостоя в первой половине лета задержалось в пойме примерно на 10 дней. К середине лета эти различия постепенно сгладились и прохождение поздних фенофаз в сроках уже почти совпадало.

Особенности 1955 и 1956 гг. проявлялись также в следующем:

1) в фенологических спектрах некоторых видов (в 1956 г. с холодной дождливой весной был в пойме обилен луговой клевер, в 1956 г.— его было мало);

2) в разной скорости развития травостоя. Передвигались сроки максимального нарастания травостоя. Из-за нарастания большого количества прикорневых листьев у большинства видов отмечалось два максимума в развитии травостоя — в июле и сентябре;

3) в несходной по годам и по участкам видовой насыщенности ассоциаций;

4) в многократных сменах видовых аспектов. Их частота и характер были несходны по годам.

Во влажном 1956 г. по сравнению с засушливым 1955 г. во всех видах значительно увеличилось содержание золы, протеина, у овсяницы и мятлика — безазотистых экстрактивных веществ, у клевера, мятлика и лисохвоста — фосфора, у овсяницы, мятлика и лисохвоста — кальция. Это было связано с удлинением периода процесса роста при повышенной влажности почвы. В то же время содержание жира и клетчатки в сене 1956 г. резко снизилось. В целом все эти изменения были связаны с удлинением периода активной жизни травостоя во влажные годы и ранним старением его в сухие (см. также: Дыдина, 1961; Роднянская, 1962).

Существует тонкая связь шкалы увлажнения на всех уровнях в разных частях поймы с появлением и изменением обилия определенных видов растений (Прижуков, 1962). Реакция растительности на характер разлива бывает в пойме очень яркой: всегда по внешнему виду можно отличить участки, подвергавшиеся затоплению. К. Г. Паустовский писал:

«Я давно заметил в заливных лугах на Оке, что цветы местами как бы собраны в отдельные пышные куртины, а местами среди обычных трав вдруг тянется извилистая лента сплошных одинаковых цветов. Особенно хорошо это видно с маленького самолета У-2, который прилетает в луга опылять от комарья мочажины и болотца.

Я годами наблюдал эти высокие и душистые ленты цветов, восхищался ими, но не знал, чем объяснить это явление. Да, признаться, и не задумывался над этим.

И вот у Пришвина во «Временах года» я наконец нашел объяснение этому всего в одной строке, в крошечном отрывке под названием «Реки цветов»:

«Там, где мчались весенние потоки, теперь везде потоки цветов».

Я прочел это и сразу понял, что полосы цветов вырастали именно там, где весной проносилась полая вода, оставляя после себя плодородный ил. Это была как бы цветочная карта весенних потоков» (Паустовский К. Г. Собр. соч., т. 3. М., 1967, с. 497).

Претерпевают резкие изменения в связи с разливами и урожаи водной и полуводной растительности. Так, короткие, но высокие половодья и раннее летнее обмеление водоемов дельты Волги и ее предустьевого пространства создают лучшие условия для семенного и вегетативного размножения тростника. Наоборот, длительное половодье, повышающее уровень воды в акватории, содействуя дальности расселения фрагментов, не способствует приживаемости развивающихся растений, ставя их корневища под угрозу вымерзания (Шафранов, 1961; Богдановская-Гиенэр, 1950).

Весенние разливы сказываются на состоянии пойменного леса. В пойме Дона отсутствие половодья в сочетании с незначительным количеством осадков ведет к усыханию леса (Киреев, 1961б). Наоборот, осенние разливы опасны для молодых насаждений и ивняков: вмерзающие в лед стволики после спада воды нагибаются и ломаются оседающим льдом.

Этот обзор говорит и о наличии в речной пойме нескольких групп растительных ценозов по устойчивости к изменению гидрологических и других условий. Влияние длительных и высоких разливов распространяется на эти группы несходно, среди них есть более или менее устойчивые группы. Т. А. Работнов (1965) по этому признаку выделяет 4 класса ценозов. Из них наибольшую конституционную и морфологическую устойчивость структуры имеют леса, а наименьшую — полидоминантные луговые ценозы, отличающиеся ярко выраженной сезонной и разногодичной флюктуационной изменчивостью.

В связи с водным режимом очень изменчивы сезонные и годовые аспекты и других компонентов пойменного ценоза.

По данным В. И. Жадина (1948), условия паводка определяют направление формирования донных и пелагических сообществ. Они непостоянны из года в год, развитие их динамично и находится в закономерной связи с направлением формирования водоемов.

О значительных сезонных изменениях численности бактерий в речной воде пишет А. С. Константинов (1967). Их максимум обнаруживается во время пика разлива. Например, в Амуре бактерий в августе, когда наблюдается паводок, в 12 раз больше, чем в сентябре, а в декабре в 30 раз меньше. В Оке максимальная численность бактерий во время разлива примерно в 31 раз выше минимальной зимой. Однако бентос рек резко обедняется в паводковое время, когда вследствие нарастания скоростей течения воды из грунта вымываются и сносятся вниз по течению многие организмы.

В наибольшей степени обедняется население заиленных грунтов, да и сами грунты смываются почти нацело (Кобякова, 1949).

В связи с весенними паводками происходит перераспределение фауны гидробионтов по дну пойменных водоемов. Численность гидробионтов и количество их биомассы на единице площади дна в период половодья (Шурыгина, 1955) по сравнению с зимним периодом уменьшается. Помимо других причин, это явление автор объясняет разносом перезимовавших форм в период разлива на большую площадь поймы. В результате одни участки дна водоемов обедняются фауной, другие обогащаются. В пойменном озере при больших скоростях течения полых вод (в половодья средней и высокой интенсивности) происходят значительные перемещения донной фауны, особенно на участках усиленной эрозии ложа и массового отложения материала.

Неустойчивый водный режим в поймах приводит к резким колебаниям урожайности пойменно-речных рыб, нерест, нагул и зимовка которых в зависимости от горизонта воды и степени затопления в отдельные годы значительно изменяются (Иоганзен и др., 1958).

При высоком и продолжительном разливе создаются благоприятные условия для размножения рыб и развития их молоди: увеличивается площадь нерестилищ, исключается возможность обсыхания отложенной икры, удлиняется период нагула молоди, что способствует ее лучшему росту. Взрослые особи при удлинении сроков нагула лучше растут, становятся раньше половозрелыми и более плодовитыми. Поэтому гидрологический режим вод в пойме во многом определяет урожайность и промысловый запас рыбы (Гундризер, 1963).

Под влиянием весенних разливов реки весь набор разнотипных рыбных водоемов поймы раз в году, согласно Б. Г. Иоганзену (1972), нивелируется: их производительность повышается за счет илистых отложений, а состав ихтиофауны выравнивается вследствие установления открытых связей между водоемами. Последующее понижение уровня воды в летне-осенний период ведет к дифференцировке водоемов, проявлению свойственных им характерных ихтиотопических свойств (уменьшение глубины, прогрев воды, падение скоростей течения, потери проточности, заиление, развитие растительности и т. п.), вследствие чего происходит миграция рыб из поймы в речную систему и обособление по водоемам различных ихтиоценотических группировок. Зимой происходит завершающий этап отбора ихтиокомплексов, после чего они вновь смешиваются при очередном весеннем половодье.

Непостоянство по годам рыбных запасов прослежено Г. П. Романовой (1963) на примере Верхней Оби с ее многотактными разливами. При первом пике паводка, который бывает, как правило, кратковременным, заливание поймы происходит при низкой температуре воды. В этот период идет нерест рыб, нагул пока слаб, так как жизнь на залитых участках еще не успела развиться. После прибыли воды от таяния снега в горах температура воды в пойме быстро начинает повышаться, бурно развивается жизнь и наступает основной нагульный период рыб. Однако вода в пойме стоит опять-таки недолго (2—3 недели) и затем быстро скатывается. Бывают годы (например,

1945), когда вода не выходит в пойму и тогда нагул в пойме совсем исключается. И, наоборот, бывают годы (1947), когда оба пика паводка сливаются в один. Такие годы особенно благоприятны для нагула рыб.

Промысловая продуктивность рыбных стад зависит и от циклических многолетних колебаний уровней разлива (Москаленко, 1956).

Н. Д. Шаова (1969) установила зависимость зараженности рыб паразитофауной от больших половодий. Катастрофический разлив Кубани в 1966 г. резко изменил условия существования гидрофауны. Заметное увеличение сброса воды обусловило снос значительного количества спор, яиц и промежуточных хозяев паразитов. Существенно увеличилась мутность воды. Поскольку была залита значительная площадь, рыба ушла из русла в более затишные места. В ряде случаев произошел отрыв рыбы от мест скопления спор и промежуточных хозяев паразитов. Все это не могло не сказаться на численности паразитов.

Прежде всего исчезли моногенетические сосальщики. Хотя снижение заражения ими в разгар лета в бассейне Кубани обычно наблюдается всегда, однако после паводков не было обнаружено вообще ни одного экземпляра моногенетических сосальщиков. К тому же осенью 1966 г. не отмечалось обычного для бассейна Кубани нарастания численности паразитов. По-видимому, сильное течение снесло яйца и личинки моногенетических сосальщиков, что и привело к столь значительному сокращению их численности.

Восстановление паразитофауны после разлива произошло не сразу, первыми были обнаружены в марте моногенетические сосальщики. Их появление совпало со временем нарастания численности паразитов этой группы. Вначале появились узкоспецифические виды, затем — имеющие более широкий круг хозяев. При этом произошло даже увеличение качественного разнообразия моногенетических сосальщиков. Н. Д. Шаова (1969) предполагает, что новые для данного участка реки виды попали в Кубань из водоемов, которые были залиты во время разлива. Через 8 месяцев после паводка, т. е. в мае, появились миксоспоридии. Примерно через год с небольшим произошло полное восстановление паразитофауны рыб.

В связи с разливами изменяется численность и ритм жизни амфибий и рептилий. Высокие разливы вызывают снижение их количества (Динесман, 1950). От хода весеннего половодья и сроков наступления весны в пойме зависит время пробуждения лягушек от спячки и их размножение (Туров, 1958а).

Численность в пойме птиц, особенно водоплавающих, непостоянна по годам. Так, на Волгу и Каму в 1932 г. много летело шилохвости, в 1948 г. часто наблюдались широконоски, а в 1952 г. они не встречались ни разу. Стал редок красноголовый нырок, тогда как в 1941 г. он был одним из основных представителей гусиных на пролете (Попов и др., 1954).

Ход и видовой состав прилетающих птиц отчасти зависит от того, насколько были благоприятны для них места зимовок и пути пролета. Но еще в большей степени численность птиц в пойме в конкретном году зависит от характера и срока весеннего разлива.

В. А. Попов и др. (1954) вскрывает обратную зависимость численности уток в пойме Волги и Камы от высоты разлива (рис. 9). Чем выше разлив, тем меньше уток. Объясняется это тем, что в годы

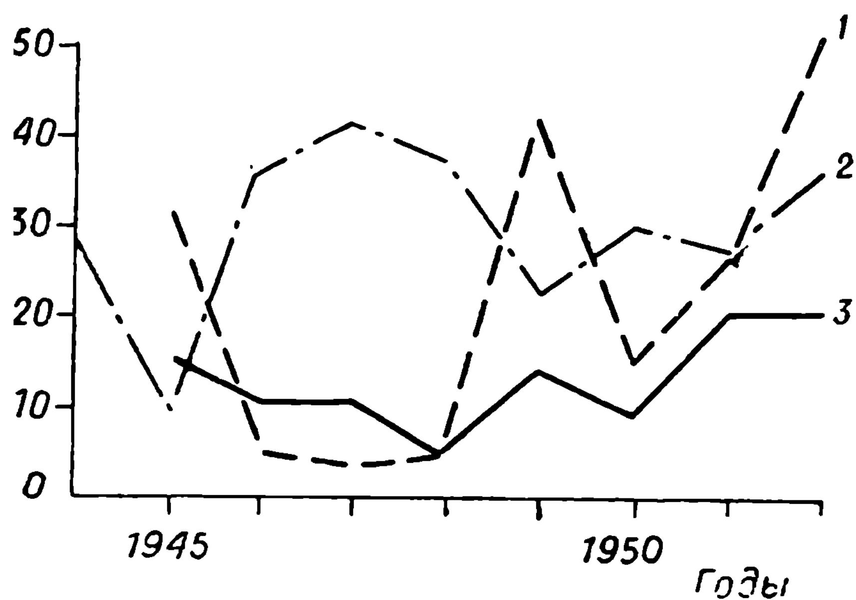


Рис. 9. Зависимость численности уток от высоты разливов (по В. А. Попову и др., 1954).

1 — количество добытых уток; *2* — максимальный уровень воды; *3* — количество уток по встречам.

высоких разливов гибнет много кладок, облегчается возможность сбора яиц на гривах, оставшихся незатопленными, скорее проходит пролет птиц. В 1951 г. в пойме Волги на 1 км² участка стационара было 0,9 выводка чирка-трескунка, а в 1952 г.— 1,3.

В поймах Мологи и Шексны (Исаков, 1949а) особенно много пролетных водоплавающих птиц было в годы больших половодий. Тогда пролетные стаи задерживались здесь очень подолгу, а местные утки приступали к гнездованию с большим опозданием. Количество выводков было весьма незначительным и в течение всего лета встречались холостые самки. Наоборот, в маловодные весны утки приступали к размножению рано, их гнезда и выводки бывали многочисленными, а холостые самки летом почти не встречались. Причины этих явлений вполне понятны. В годы сильных разливов обычные и наиболее привычные места гнездования уток долго оставались под водой, что задерживало начало кладки. Утки гнездились в менее подходящих местах, хуже защищенных и расположенных обычно ближе к жилью человека, вследствие этого много гнезд разорялось пернатыми хищниками, домашними животными и людьми. После спада воды гнезда уток оказывались далеко от постоянных водоемов, что повышало гибель птенцов.

Колебание по годам численности уток на заливных лугах зависит и от других явлений, сочетающихся с характером разлива. Так, тот факт, что в пойме Окского заповедника утки в 1956 г. встречались в девять раз чаще, чем в 1955 г., Н. Н. Карташев и В. П. Теплов (1958) объясняют наличием в 1955 г. в период высокого весеннего разлива частых штормовых ветров, очищавших поверхность воды на открытых лугах от плавающего растительного мусора, в котором утки весной находят обычно свой основной корм (моллюсков, насекомых). В 1956 г. сильные ветры наблюдались редко и масса уток концентрировалась на открытой площади разлива.

В зависимости от сроков и уровня разлива менялись сроки и интенсивность размножения водоплавающих. Н. Н. Карташев и В. П. Теплов предполагают, что у значительной части селезней крякв в годы высоких и поздних разливов снижается половая активность и уменьшается способность к размножению. В Окском заповеднике в 1954 г. при наиболее низком и непродолжительном половодье и сравнительно теплой весне водоплавающие приступили к гнездованию рано и выводков с утятами-пуховиками в середине июля было уже мало. В 1955 г., когда весна была холодная, а разлив высокий и продолжительный, утки приступили к размножению позже и выводки пуховиков в середине июля встречались часто.

Значение половодья (Туров, 1958а) особенно сказывается на рано прилетающих и гнездящихся на земле (на отмелях, кочках и т. п.) видах. Для них гнездование становится возможным лишь после освобождения гнездовых участков от воды. Пойменный режим следующим образом влияет на состав гнездящейся фауны, сроки пролета и размножение: 1) на реки с поздним вскрытием первыми прилетают обитатели крон и вообще леса; 2) чем позже наступает половодье и чем оно длительнее, тем менее благоприятна пойма для гнездования птиц. Поздние сроки половодья в низовьях рек и позднее обсыхание отмелей препятствуют размножению видов, привязанных к отмелям. Именно поздними сроками половодья, делающими недоступными гнездовые стации, объясняется большое количество останавливающихся, но не гнездящихся птиц в дельте Волги. Из 31 эндемичного вида на гнездящихся птиц в дельте Волги приходится 5 (кроме того, 6 пролетных), т. е. 16,1% (см. также: Дубинин, 1953; Дубинин, Торопанова, 1956; Дубовик, 1967).

В пойме нередко наблюдаются местные скопления птиц и насекомых, причины которых трудно подчас объяснить. Такие участки нередко бывают расположены по-соседству и стациально, как будто бы мало отличаются друг от друга. В отношении птиц на это обратил внимание Г. П. Приезжев (1953), который пишет об островном, куртинном размещении некоторых видов, когда в одном и том же биотопе имеются участки с высокой концентрацией вида и участки, совершенно лишенные его. На одном и том же участке поймы существует несколько микропопуляций, имеющих свою ритмику размножения и, видимо, некоторую специфичность в кормовом рационе.

Резко выраженный очаговый характер распространения отмечает В. Н. Беляева (1955) для дендрофильных жуков в пойме Урала.

Особенности затопления поймы в конкретном году — одна из возможных причин несходства в размещении животных по биотопам.

Направление воздействия половодий на популяции животных неодинаково в разных типах речной поймы, что детально рассмотрено на примере водяной крысы (Шилов, 1954). Если в дельтовых поселениях и в поселениях луговых пойм низкие разливы обеспечивают нарастание численности, а высокие — резкое ее снижение, то в лесных поймах эта связь становится менее отчетливой, а в поймах высокого уровня, видимо, меняется на обратную (рис. 10).

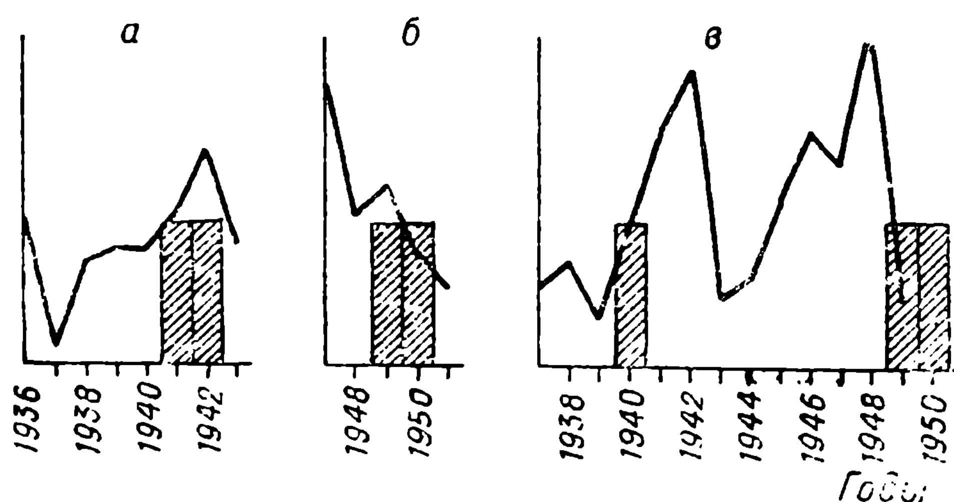


Рис. 10. Соотношение величины разлива и численности водяных крыс (*Arvicola terrestris* L.) (по И. А. Шилову, 1954).
а— дельта Волги; *б* — пойма высокого уровня (р. Урал, Западно-Казахстанская область); *в*—лесная пойма (р. Хопер, Воронежская область); кривая — уровень высоты паводков (в условных величинах); столбики — годы высокой численности водяных крыс.

Влияние большого разлива на биологическую про-

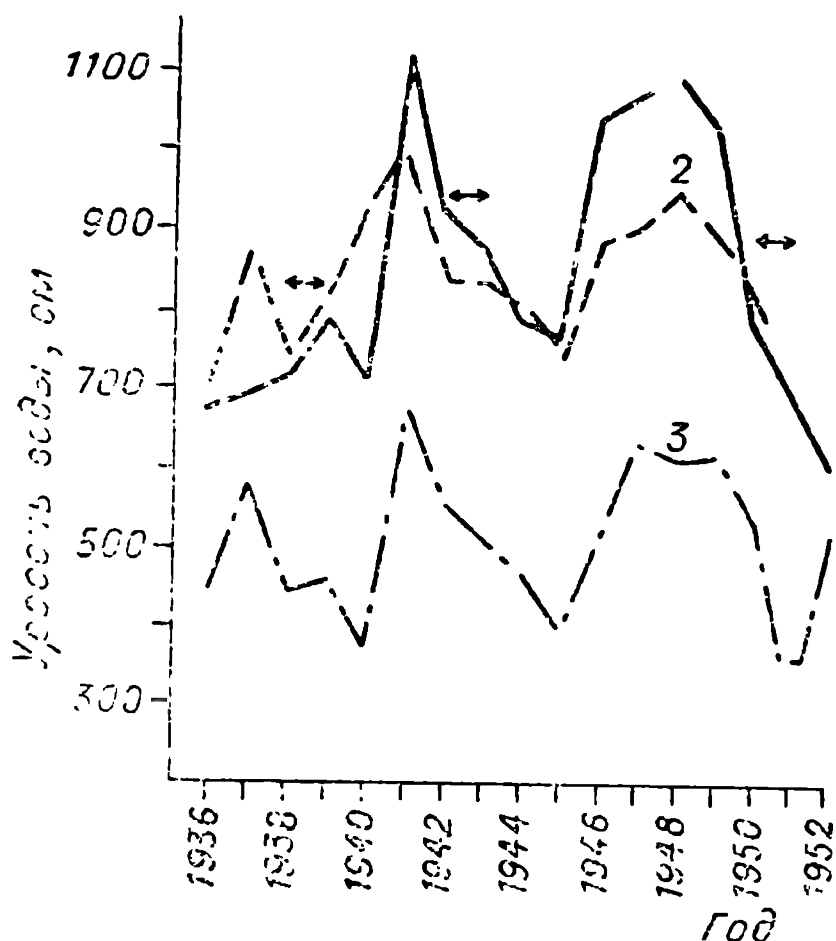


Рис. 11. Зависимость вспышек массовых размножений водяной крысы (обозначены стрелками) от высоты разливов в пойме Иртыша (по А. А. Максимову, 1959в).

1 — с. Демьянское; 2 — с. Самарово; 3 — г. Тара.

дуктивность поймы часто проявляется в последующие после разлива годы (рис. 11). Это хорошо прослеживается на примере развития вспышек массового размножения водяной крысы в Нижнем Иртыше, в среднем и верхнем течении Оби. Высокое заливание поймы, особенно когда оно повторяется несколько лет, благоприятствует развитию вспышки массового размножения (Максимов, 1956, 1959в).

В годы, следующие за такими разливами, улучшаются условия существования зверьков. В годы низких и средних разливов кочкарниковые болота и озера — места обитания водяной крысы — высыхают, кормовая и гнездопригодная площади резко сокращаются. Неблагоприятно для зверьков и обсыхание смежных с болотами луговых грив, где водяная крыса часто проводит зиму, питаясь корневищами трав. Иная картина бывает после высоких разливов. Множество пойменных водоемов и кочкарниковых болот насыщается водой, вызывая энергичный рост осоки, аира, тростника и других прибрежных растений (Горбачев, Луценко, 1970). Многие понижения остаются заболоченными до осени, что резко увеличивает гнездопригодную площадь и удлиняет срок размножения водяной крысы. В такие годы улучшаются и условия зимовки на гривах из-за обилия корневищных трав. В годы разлива увеличивается плодовитость самок.

Массовое размножение водяной крысы в поймах рек носит особенно интенсивный характер. В поймах Оби и Иртыша (в пределах Западной Сибири) за сорок лет (1926—1966) было шесть массовых размножений водяной крысы: в 1927—1928, 1935—1939, 1942—1943, 1947—1948, 1950—1952 и 1957—1962 гг.

Размещение и численность популяций водяной крысы на протяжении всей поймы подвержены большой изменчивости. Очаги массовых размножений постоянно перемещаются. В среднем течении Оби и Нижнем Иртыше каждая вспышка охватывает почти одновременно обширную территорию в пределах нескольких административных районов. В нижнем течении Оби, в пределах Ямало-Ненецкого и Ханты-Мансийского округов, вспышки распространялись более локально, захватывая то один, то другой участок. В поймах Оби и Иртыша существуют два центра в развитии вспышек массового размножения: Кондинско-Иртышский и Колпашево-Парабельский, но определенной последовательности в развитии очагов при каждой вспышке не обнаруживается. Нередко массовое размножение начинается с Нижнего Иртыша и затем проявляется в пойме Оби, где популяции зверьков также не одновременно включаются в очаги вспышек; при этом выявляются участки поймы с одновременным течением вспышек массового размножения. Популяции на таких участках имеют как бы об-

шую физиологическую реакцию на изменение условий существования в связи с динамикой гидрологического режима и др.

Связь резкого нарастания численности животных с высокими разливами наблюдается в среднем и верхнем течении Оби и у ондатры (Кирьянов, 1963). При значительной гибели поголовья ондатры в период высокого продолжительного разлива в последующие годы, даже если разливов вовсе не было или они были низкими и непродолжительными, в заполненных водой в год разлива водоемах создаются для ондатры хорошие кормовые условия и численность зверьков резко возрастает.

Автор и В. Е. Сергеев наблюдали подобную картину в пойме Средней Оби в 1968 г. Перед этим (1966 г.) при очень высоком и продолжительном разливе отмечалась интенсивная гибель ондатры. Однако численность ее резко возросла в 1967 и особенно к осени 1968 г. Хотя эти годы и были без разливов, везде в озерах после 1966 г. еще оставалась вода и при мелководье озера обильно зарастали водной растительностью. Промысел ондатры осенью 1968 г. и зимой 1968/69 г. был весьма успешным. Весной 1969 г. в условиях повторного высокого разлива вновь произошло резкое снижение ее численности.

Росту поголовья выхухоли (Бородин, 1963) на Оке способствуют низкие и средние весенние разливы. Популяция выхухоли приумножается в условиях повышенного увлажнения поймы и при небольшой годовой амплитуде уровней воды. В годы депрессии численности популяций выхухоли наблюдались высокие весенние разливы, минимальные уровни воды и засуха. Следовательно, росту популяции выхухоли препятствует сухость поймы, большой размах годовых амплитуд уровня воды и температуры воздуха.

По данным того же автора, массовым размножениям полевой мыши в пойменных лесах (дубовых или с участием дуба) в 1949 и в 1954—1955 гг. предшествовали весны с необычно низкими весенними разливами и обильным урожаем желудей (Попов и др., 1954; Бахтигозин, 1962; Зыков, Карташев, 1960; Zeida Jan, 1967).

Массовое размножение в речных поймах отдельных видов свидетельствует о большой продуктивности этого типа ландшафта и изменчивости в нем биологических процессов, связь которых с влиянием половодий проявляется очень четко. Б. М. Житков в 1900 г. писал, что в некоторые годы можно бывает заметить чрезвычайно резко бросающееся в глаза массовое размножение одной какой-либо формы луговых растений, развивающейся в таком количестве, что она вытесняет на всем протяжении значительных участков все другие формы растений.

Зависимость очагов развития вредных насекомых в поймах от разливов описывает В. А. Лозинский (1960). По его данным, в лесах, периодически затопляемых весенними, а иногда летними и осенними паводками, часто возникают весьма крупные по площади и довольно интенсивные очаги листогрызущих чешуекрылых (непарного и кольчатого шелкопряда, краснохвоста и др.). Только за 1945—1959 гг. в вербовых плавневых лесах Днепра и Днестра наблюдались два крупных массовых размножения непарного шелко-

пряда: с 1947 по 1952 и с 1954 по 1959 г., причем оба раза площадь очагов достигала десятков тысяч гектаров.

Аналогичные явления В. А. Лозинский наблюдал на низменности по р. Тиссе в Закарпатской области. Там зарегистрировано несколько случаев массового размножения непарного и кольчатого шелкопряда, а также краснохвоста в дубравах, заливаемых паводками (но на значительно меньших площадях, чем в плавневых вербовых лесах).

При выяснении причин массового размножения листогрызущих вредителей, повреждающих заливаемые леса, оказалось, что на повышенных, редко затопляемых участках дренированных плавней сохраняется большое количество паразитов и хищников, истребляющих вредных бабочек, поэтому на повышенных участках очаги размножения вредных лесных бабочек возникают редко и обычно они недолговечны. На затопляемых же участках вредители более плодовиты, а хищников и паразитов сохраняется меньше, так как энтомофаги в массах гибнут при затоплении. Естественно, что наиболее крупные и устойчивые очаги вредных лесных чешуекрылых (непарного и кольчатого шелкопряда, краснохвоста и др.) приурочены именно к затопляемым половодьями лесам в понижениях.

Высокая биологическая продуктивность речных пойм подчеркивается резкими колебаниями численности, а для некоторых видов насекомых — и наличием массового размножения в их популяциях.

По наблюдениям Н. М. Утробиной (1958), в пойме Камы значительно ниже численность личинок щелкунов, чем в надпойменной террасе (2—4,5 экз/м^2). Но в некоторые годы количество щелкунов в пойменных лугах резко изменяется. Так, при раскопках 1956 г. на тех же участках плотность заселения почвы щелкунами достигала 22 экз/м^2. При отряхивании деревьев были обнаружены виды щелкунов, в почве не встречавшиеся, например, *Selatosomus nigricornis* Panz., *Athous vittatus* T., *Elater sanguineus* L. в пойменных насаждениях; *Athous hirtus* Hbst., *Hipnodius riparius* F. в лесонасаждениях надлуговой террасы (см. также: Кришталь, 1955).

В Кара-Калпакской АССР (Новицкий, 1963) расположено одно из самых больших, активных и устойчивых в СССР гнездилищ азиатской саранчи. Оно занимает всю дельту Амударьи, а периодически — все близкие и далекие ее окраины (очаги временного значения).

В годы минимума паводковых вод, особенно в засушливые годы, дельта Амударьи испытывает депрессию; она обсыхает, и пустыня как бы надвигается на нее.

По грубым подсчетам с конца лета и до первых весенних паводков сухая поверхность дельты в обычные годы составляет 35—40%, а в засушливые годы достигает 60—70% ее основной площади. Паводки определяют соотношение между водой и сухой поверхностью дельты, изменяют ее топографию, растительный покров, растительные сообщества, микроклимат, приводят к смене экологических стаций.

1946 год отличался беспримерной активностью саранчи: ее личинками было занято 172 тыс. га. В условиях небывалой засухи в дельте, быстрого высыхания озер и тростниковых зарослей личинки начали миграцию с первого возраста; они продвигались в день на 500—600 м, устремляясь к низким и влажным местам, поросшим тростником. По мере роста активность личинок возрастала, они

заполняли все дороги, тропинки, урочища, длинными лентами и широким фронтом продвигаясь по опаленным солнцем просторам дельты.

Засуха 1947 г. привела к новому понижению уровня воды в Амударье, а в связи с этим — к изменению растительных ассоциаций и перемещению стаций обитания саранчи, вызвав большое отклонение ее жизнедеятельности от обычных норм поведения. Под влиянием засухи, высыхания многих озер с зарослями тростника не только сократилось количество, но и ухудшилось качество растительной пищи. Эта, а также другие причины сказались на плодовитости азиатской саранчи. Плотность залегания кубышек, выявленная осенней регистрацией при копках по сетке 100×100 м, была настолько ничтожна, что практически не удалось установить реальную площадь заражения. Резко снизился размер кубышек, количество содержащихся в них яичек и их жизнеспособность. Депрессия в развитии азиатской саранчи в дельте Амударьи продолжалась с 1948 по 1951 г.

О необычных вспышках размножения в долине Мургаба в 1952 г. люцерновой и гороховой тли, люцерновой пяденицы, а также хищников и паразитов, уничтожавших тлей, пишет П. П. Богуш (1955). Также произошли массовые вспышки двупятнистого сверчка, большого, или туркестанского, шершня и совки, не отмечавшихся ранее в данной местности, быть может, вследствие недостаточности наблюдений.

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИВОВ НА ВИДОВУЮ СТРУКТУРУ И ЦИКЛЫ БИОЦЕНОЗОВ

Существуют большие различия в общей тенденции изменения экологической обстановки на зональных междуречьях и в пойме. Так, в лесостепи Западной Сибири, в пределах 10—11-летнего цикла, климатическая обстановка имеет тенденцию постепенно переходить от сухого к влажному периоду. Эта смена сопровождается последовательными сукцессиями биоценозов. Что же касается речной поймы, то здесь при большей частоте гидрологических циклов могут быть очень резкие и неожиданные изменения гидрологической обстановки. Причем имеет значение не только особенность половодья в текущем году, но и гидрологическая обстановка предшествующих лет. Здесь может быть несколько сочетаний, каждому из которых соответствует своеобразная структура населения пойменного биоценоза. Основные варианты таких сочетаний, требующие экологического анализа, следующие: год очень длительного и высокого половодья; год, следующий за длительным и высоким половодьем; два-три года без разлива; два года с высокими и продолжительными разливами и т. д. Кроме того, могут быть варианты, отличающиеся по высоте разлива. В некоторые годы заливаются только низины поймы, что также не может не отражаться на ее ценозе.

В речных поймах в связи с этим очень большая разногодичная изменчивость видовой структуры населения биоценозов и их биологических ритмов. В зависимости от характера разливов годовые и сезонные аспекты ценозов могут быть совершенно несходными в течение двух смежных лет.

Рассмотрим особенности разногодичной изменчивости биоценозов на примере среднего течения Оби. Большой разлив в пойме

(дер. Кузурово Чаинского района Томской области) мы наблюдали в 1958 г. (Владимирский, Максимов, Пеньковская, 1963).

Полая вода вошла в пойму и начала заливать низинные участки в третьей декаде апреля, гривы стали заливаться с 16—17 мая. Подъем воды продолжался до 15 июня, и к этому времени были залиты все гривы. На всем пространстве поймы (шириной 12—14 км) вплоть до боровой террасы почти совершенно не было сухой земли — из воды лишь поднимались группы деревьев и кусты.

С 17 июня полая вода начала спадать. Убыль шла неравномерно — иногда за сутки уровень спадал на 2—3, а порой до 12 см. Ежедневно увеличивалось в пойме пространство суши и к 28 июня почти все гривы вышли из-под воды и вода осталась лишь в межгривных понижениях, в блюдцах плоских вершин некоторых грив. К 5 июля почти по всей пойме можно было пройти пешком. На вершинах грив, на бровках и береговых склонах речек, по истокам ручьев у Оби — повсюду было много «плавника». Травостой низинных участков был покрыт «плесенью»— налетом нитчатых зеленых водорослей, состоящих из эдогониума с примесью трибонеллы (Попова, Сафонова, 1961). На окончательное освобождение всех пойменных низин от полых вод потребовалось еще дней 8—10. Таким образом, гривы находились под водой около 40, а низинные участки — около 80 дней.

К 28 июня трава в пойме поднялась на 45—50 см, зацветать растения начали в первой декаде июля. К 14—17 июля цвели лисохвост луговой, клевер ползучий, осока дернистая, вейник Лангсдорфа. Зацветали мятлик луговой, полевица белая, канареечник; вегетировали вика мышиная, осока стройная, кровохлебка и другие растения. Уже 14 июля с канареечникового луга, по данным пробных площадок, заложенных Е. Ф. Пеньковской, можно было получить около 10 ц/га сена, состоящего на 56% из злаков и осок и на 44% — из разнотравья. На канареечниково-осоковом лугу урожай сена составлял около 15 ц/га, где злаки занимали 24%, осоки — 37 и разнотравье — 39%. На высокотравном вейниково-осоковом заболоченном лугу 17 июля в сене (урожай 48 ц/га) было 33% злаков, 41 — осок, 1 — бобовых и 25% разнотравья. Урожайность на мятликово-лисохвостом лугу, расположенном на гриве, 17 июля достигла 20 ц/га (злаков—30%, осок — 22, разнотравья — 48%). Через декаду, к 26 июля, цвели канареечник тростниковидный, осока стройная, пырей ползучий, полевица белая, а также клевер ползучий. Осока дернистая, мятлик луговой и вейник Лангсдорфа плодоносили. Продолжали вегетировать вика мышиная и чина луговая.

Ускоренное развитие растительности после длительного разлива говорит о том, что она хорошо приспособилась к перенесению пойменных условий. Ранней весной, не трогаясь в рост и не начиная формировать надземный ярус, растения уходят под воду. Для подземного яруса травостоя заболоченных лугов, преобладающих на этом участке, избыточная влажность является нормальным условием. Выйдя из затопления в конце июня, растительность оказалась в условиях достаточной влажности почвы в сочетании с теплой летней погодой. Травостой быстро тронулся в рост, ускоренным темпом прошел начальные фазы и примерно через 20—25 дней достиг полного развития.

В наибольшей степени длительный разлив влияет на условия существования в пойме наземных позвоночных и на птиц, связанных с землей гнездованием или питанием. Весеннее половодье 1958 г. полностью исключило возможность гнездования в пойме таких рано прилетающих видов, как жаворонок (гнездится и кормится на земле) и грач (кормится на земле). В период их прилета пойма была покрыта водой. Некоторые виды в годы продолжительных разливов бывают

вынуждены откочевывать на коренной берег и оставаться там на гнездовье. Летом 1958 г. в Кузуровской пойме мы вовсе не видели обыкновенную овсянку и чечевицу, хотя на коренном берегу они встречались. Обыкновенную овсянку в пойме мы отметили впервые лишь 16 августа, а чечевицу — 19 августа. Осенью овсянки стали в пойме более обычными. Единственный раз, 15 августа, наблюдался в пойме черноголовый чекан, хотя в другие годы он здесь обычен. Тетерева в пойме не гнездились (перекочевка их с коренного берега впервые была зарегистрирована 9 августа, т. е. когда молодые птицы были уже на крыле), а осенью они стали обычными в пойме. Вовсе не гнездились в пойме чибисы, не было их и на коренном берегу. Большие кроншнепы появились в августе уже с выводками. Из куликов наиболее обычным видом поймы был в 1958 г. бекас. Впервые мы отметили его по токующему крику самца 28 июня и затем постоянно в течение всего июля отмечали характерные крики самок. Что касается дупеля — более сухолюбивого вида, особенно типичного для пойменных лугов, то он стал многочисленным в пойме лишь с конца июля.

Продолжительный разлив привел к общему сокращению численности многих видов птиц в пойме. Перепел стал появляться сразу после освобождения грив от воды, но в течение лета был малочислен. Чаще, но также немногочисленным, был коростель — впервые его крики мы услышали в пойме 28 июня, когда значительная часть грив уже освободилась от воды. Уменьшилось количество ворон, сорок, горлинок, более типичных и многочисленных в этом году для коренного берега. Галки залетали редко. Интересно, что и значительная часть уток гнездилась вне поймы, на островах Оби и на водоемах коренного берега. Увеличение количества уток в середине августа, видимо, произошло за счет перекочевавших в пойму выводков из смежных угодий.

На коренном берегу обращало на себя внимание большое разнообразие видов птиц при одновременном обилии особей. Интересно отсутствие в пойме пернатых хищников — миофагов, обычных на коренном берегу. Ни разу в пойме не наблюдались в указанном году канюки, первая пустельга отмечена лишь 3 августа; то же относится к кобчику. Чеглок отмечен в июне, но затем он редко залетал с коренного берега, вплоть до августа. Болотный и другие луни, подорлик стали появляться в пойме с середины августа. Совы не встречались. Очень редкими были тетеревятник, перепелятник и орлан-белохвост. Более обычным из хищников оказался лишь черный коршун, постоянно облетавший пойменные речки и притоки в поисках пищи. Коршун и редко скопа залетали сюда с коренного берега.

Изменились и соотношения видов птиц, приуроченных к пойменным речкам. Уровень воды понижался сравнительно быстро, однако до середины июля шло, по сути дела, освобождение от воды лишь луговых склонов речных долин. Плес р. Кузур стал зарастать у берегов водной растительностью с 25 июля. Характерно, что первых куликов-перевозчиков на Кузуре мы отметили 10 июля. Кулики-

черныши стали обычными в пойме в конце июля. Зимородок встретился один раз — 8 августа.

Для многих видов пойменных птиц в 1958 г. были не типичными места их гнездования. Гнездо речной крачки с одним яйцом было найдено 19 июня на выбросе земли из силосной ямы. Два дня спустя на этом же участке обнаружено и гнездо сизой чайки с одним яйцом. Очень интересна находка гнезда кряквы на осине, на высоте около 9 м. Два гнезда кряквы оказались на кладях льна на левом, коренном берегу Оби. Красноголовый нырок выбрал место для гнезда на высоком участке сенокосной гривы. Желтая трясогузка и дубровник гнездились среди плавника, на бровке берега р. Кузура.

Вынужденные и случайные места гнездования птиц в годы продолжительных разливов приводят к большой гибели гнезд. Одна из причин этого — неизбежная концентрация скота на ограниченных участках территории. Упомянутые выше гнезда желтой трясогузки и дубровника были вскоре уничтожены огнем (пастухи использовали плавник для костров). Когда спала вода, то были уничтожены людьми гнезда крачки и чайки около силосной ямы и гнезда крякв на кладях льна.

Для лет с продолжительным разливом характерен сдвиг календарных сроков гнездования и вывода птенцов. Гнездование на земле на нашем участке поймы стало возможным лишь с 20-х чисел июня, когда освободились от воды наиболее высокие гривы вдоль берега р. Кузура. В гнезде желтой трясогузки, найденном здесь, птенцы появились лишь 5 июля. Однако и это было самым ранним сроком. Первые вылетевшие птенцы желтых трясогузок были отмечены в начале августа, а с 16 августа начался пролет через пойму больших стай этого вида из других мест. У дубровника гнездо с полной кладкой впервые найдено 23 июня, а первый вылет птенцов отмечен лишь в конце июля. Характерно, что при отсутствии разлива птенцы дубровника вылетают из гнезд в пойме до 1 июля (Аникин, 1902). Следует сказать, что из видов, гнездившихся в сорняках, на кустах и на земле, дубровник, как и желтая трясогузка, был наиболее типичным для 1958 г. К этой группе следует отнести и камышевку-барсучка. Начало вылета птенцов у нее отмечено 3 августа, а начало массового вылета — 9 августа; 15 августа вылет птенцов еще продолжался. Задержка гнездования некоторых воробьиных птиц в какой-то мере отражалась и на сезонных явлениях в жизни кукушек. В гнездах дубровника на земле кукушата появились в конце июля; 15 августа вылетевшие птенцы еще продолжали выкармливаться приемными родителями.

Приводим дополнительные данные о сезонных явлениях в жизни некоторых других птиц в год длительного разлива. В гнезде кряквы, о котором мы писали, 12 июля находилось 8 яиц, птенцы вылупились в начале августа. У серых уток в середине августа были пуховички. У красноголового нырка 10 июля в гнезде лежало 8 яиц. Птенцы вывелись 2—5 августа. У широконоски 31 июля утята были величиной в половину взрослых. У большой поганки 3 августа — пуховички. У свиязи 17 июля отмечены утята величиной в половину взрослых и т. д.

Начальные сроки гнездования и вылупления птенцов растянулись, что, видимо, также характерно для лет с продолжительными разливами. Причина этого — задержка гнездования многих птиц, малочисленность мест, пригодных для гнезд, повторные кладки яиц в связи с гибелью первых и т. д.

Все эти факты говорят о глубоких и характерных изменениях в условиях существования и в видовой структуре популяций птиц поймы в год длительного половодья. Сравнительно меньшее влияние имел разлив на птиц, приуроченных к населенным пунктам в пойме, а также гнездящихся в кустарниках и на деревьях прируслового вала. К последней группе относятся, в частности, разные виды синиц, поползень, дятлы, зяблик, юрок, дрозд-рябинник, пеночки, славки и др. Так, дрозды-рябинники вылетели из гнезд уже в конце первой половины июля, т. е. значительно раньше видов, гнездящихся на земле и в сорняках. Отметим, что численность дроздов-рябинников в пойме в 1958 г. была сравнительно низкая. Мы это связываем с низким урожаем некоторых ягод, например черной смородины, что также явилось следствием разлива *.

На виды, свойственные населенным пунктам (скворец, домовой воробей, ласточка-касатка), разлив повлиял значительно меньше.

Длительное стояние полых вод оказалось особенно неблагоприятным для мышевидных грызунов. Численность их в 1958 г. была в пойме очень низкой, по причине, вероятно, также и условий предыдущих лет. В 20 цилиндров, вкопанных через 10 м на четырех участках плуговых борозд, пропаханных в характерных пойменных стациях (берег озера, у болота, на гриве, по опушке осинника), с 15 июля по 20 сентября (1100 цилиндро-суток) было поймано лишь 22 зверька или 2 экз. на 100 цилиндро-суток. Из них в июле было поймано 2, в августе — 9 и в сентябре — 11 зверьков.

На о. Сунгуровском, расположенном напротив дер. Кузурово, на песчаных отмелях были обнаружены следы зайца-беляка. В пойме он в 1958 г. не наблюдался вовсе (со слов жителей, среди зайцев в пойме была интенсивная эпизоотия в 1956—1957 гг.).

1958 год характерен большим количеством в пойме лягушек: 10 июля мы отметили обилие взрослых особей и лягушат. 16 июля из 15 цилиндров на бороздах было извлечено 37 лягушек, пойманных за сутки.

Ящерицы в 1958 г. в пойме вовсе не встречались, в то время как на коренном берегу они были обычными. Не наблюдались в пойме и змеи.

Несомненно, что с продолжительным разливом связан исключительно обильный лет стрекоз в некоторые дни. В. П. Аникин (1902) при отсутствии разлива отметил в пойме их малочисленность.

---

* На большинство видов древесно-кустарниковой растительности продолжительный разлив не оказал отрицательного влияния. К 20 июня отцвели ивы и черемуха, ветви которых поднимались над водой. Кусты шиповника через 2 — 3 дня после спада воды покрылись листьями. В массе шиповник зацвел в первой декаде июля. Ягоды созрели в первых числах сентября. Плодоносил шиповник хорошо, как и черемуха.

Длительный разлив 1958 г. оказал существенное влияние и на состав и фенологию кровососущих двукрылых насекомых поймы. В течение всего лета было крайне мало комаров, большее количество которых отмечено лишь на участках прирусловых валов. Лето отличалось обилием мошки, что, может быть, связано с насыщенностью почвы и воздуха влагой. Численность мошек сократилась в конце июля. В августе их было уже очень мало. При экскурсии 9 июля слепни крупных видов (*Tabanus*, *Hybomitra* и др.) отмечались редко. Дождевки и златоглазики отсутствовали. 13 июля появились златоглазики и сравнялись численно со слепнями родов *Tabanus* и др. Дождевки были редкими. 16 июля наиболее многочисленными были златоглазики, а к 25 июля — дождевки. К 5 августа крупные слепни почти совершенно исчезли, златоглазики и дождевки были редкими. Они почти совершенно исчезли к середине августа.

Продолжительный разлив оказал влияние на жизнь поймы и по различным другим направлениям. Укажем, в частности, что длительный грунтовый сток воды из поймы в русло Оби послужил причиной более частых оползней береговых обрывов, в результате чего погибали колонии береговых ласточек, гнезда желтых и белых трясогузок, устроенные на бровках берега.

Совсем иную картину мы наблюдали на том же участке Обской поймы в 1967 и 1968 гг. В 1967 г. в отсутствии разлива комары в течение всего лета были весьма малочисленны. Они почти вовсе исчезли с первых чисел июля. Лето опять отличалось обилием мошки, появившейся в конце июля и почти исчезнувшей в конце августа. В отличие от 1958 г. в 1967 г. очень много было слепней. При обилии крупных слепней дождевки и златоглазики встречались единичными экземплярами (за 4-часовую экскурсию 25 июля на себе был пойман всего 1 экз.). На 20 крупных слепней родов *Tabanus* и *Hybomitra* 3 июля было 2 дождевки и 1 златоглазик, 6 июля на 57 слепней приходилось 50 *Tabanus*, 2 златоглазика и 5 дождевок. Слепни всех родов стали малочисленными лишь с 20-х чисел июля.

В Коломинской пойме Оби 1968 г. также отличался очень низким и непродолжительным разливом. При весеннем половодье вода заливала лишь самые низкие участки, соединенные с руслами рек. При отсутствии разлива произошли большие изменения в населении животных. Впервые в местной пойме мы наблюдали жаворонков. Этот вид в 1968 г. здесь был довольно обычен. В июне и в июле, т. е. в период гнездования, отмечались в пойме чечевицы, обыкновенные овсянки, черноголовый чекан. Обычной и многочисленной гнездящейся птицей был чибис, который не встречался в 1958 г. Было много в пойме перепелов, больше чем коростелей (в 1958 г. соотношение обратное). Но особенно много обитало в 1968 г. водоплавающей птицы: на каждом озере наблюдались выводки уток.

Разнообразны и обычны были пернатые хищники. В течение всего лета здесь отмечались пустельга, кобчик, болотный и луговой луни, коршун, сова, подорлик, осоед, скопа. Если в 1958 г. первого кулика-перевозчика мы наблюдали в пойме лишь 10 июля, то в 1968 г. он был обычным с начала лета.

Численность лягушек в пойме 1968 г. резко сократилась. За первую декаду июля на 25 цилиндров было поймано всего 38 экз.

Заметно изменялась видовая структура и численность мышевидных грызунов и насекомоядных в разные по разливам годы.

Важной особенностью пойменных ценозов, отличающих их от междуречных, является часто наблюдающаяся здесь незавершенность полных циклов динамики численности животных. Сравним циклы динамики численности водяной крысы в лесостепи Барабинской низменности и в пойме Оби. В Барабе в движении численности водяной крысы хорошо прослеживается 10—11-летние циклы, и каждый очередной подъем численности завершается вспышкой массового размножения, которая носит, как правило, очень интенсивный характер и продолжается несколько лет.

В пойме Оби цикличность динамики численности водяной крысы более краткая, и уже на второй год после длительного разлива поголовье зверьков достигает высокого уровня. Однако очередной, очень продолжительный и высокий разлив может срезать волну нарастания численности грызунов, которая в этом случае не завершается пиком. Так, осенью 1968 г. количество водяной крысы достигло высокого уровня, но еще не дошло до пика массового размножения. Очень продолжительный и высокий разлив 1969 г. вновь привел популяцию к депрессии численности.

Численность полевки-экономки в связи с разливами подвержена тем же изменениям — это объясняется сходством водяной крысы и полевки-экономки в экологическом отношении (обе связаны с болотами и побережьями водоемов). Разливы способствуют возрастанию численности в последующие годы и у более сухолюбивых видов мелких грызунов и насекомоядных. Это отмечается у полевок рода *Clethrionomys*, у мыши-малютки и у бурозубок.

В этих изменениях видовой структуры пойменных ценозов проявляется общая для речных пойм закономерность: половодья, как бы они ни были губительны для тех или иных компонентов биоценозов и угнетающими для пойменных биоценозов в целом, способствуют бурному размножению пойменных обитателей и их сообществ в последующие за разливами годы. Исключением из этого могут быть лишь такие пойменные участки, где из-за морфологических особенностей пойменного ложа половодья постоянно длительны и неблагоприятны для растительных и животных организмов.

Цикличность динамики численности не у всех видов пойменных обитателей обнаруживает тесную и прямую зависимость от характера разливов, подобно описанной выше для водяной крысы и полевки-экономки. Помимо прямого и определяющего влияния разливов на численность некоторых видов и ее динамику у ряда пойменных обитателей существуют более автономные циклы динамики. Характерный пример этого — пашенная полевка (*Microtus agrestis*). Численность ее в пойме при разных сочетаниях разливов постоянно была низкой, однако в 1970 г. поголовье этого вида неожиданно резко возросло. О том, что в этом случае рост численности не был непосредственно связан с разливом предыдущего года, говорит

отсутствие подобного роста в 1967 г., которому также предшествовал год высокого и продолжительного разлива.

В годы высоких разливов, затопляющих до 90—95% пойменных угодий Волги в районе г. Куйбышева, обыкновенная полевка практически выпадает из населения пойменных грызунов и только при благоприятных условиях размножения восстанавливает свою численность и заселяет большинство пойменных биотопов. В связи с большой гибелью во время половодья серой полевки фауна грызунов поймы принимает после высоких разливов типично лесной характер с явным преобладанием рыжей полевки и лесной мыши. В годы средних разливов оттесненная весенними водами на гривы серая полевка является основным резервом, обеспечивающим заселение лугов после половодья (Попов и др., 1954).

Резкое изменение численности в связи с разливами отмечается в поймах южных рек у домовой мыши. Если в годы больших разливов она в массе гибнет, то в беспаводковые годы даже этот, относительно сухолюбивый зверек в пойме Нижнего Дона заселяет тростниковые заросли (Яковлев, 1955). Осенью 1950 г. после двух лет без разливов попадаемость мелких мышевидных грызунов в ловушки достигала в тростниках 32—40%. Во многих местах Лагутниковского района в зарослях болотных растений встречались курганчики домовых мышей. В паводковый же 1951 г. попадаемость мелких грызунов в ловушки в этих же биотопах осенью была равна 3—4%.

Существенные различия в динамике населения биоценозов на разных высотных и географических участках речной поймы чаще всего бывают связаны с несходством разных участков поймы по особенностям гидрорежима, в результате чего популяции находятся в различных условиях переживания разлива, с несходной численностью и плотностью стада. Как результат этого — существенные различия в численности и соотношении видов мышевидных грызунов и насекомоядных (при сходном, в общем, видовом составе) на разных ландшафтно-биотопических участках поймы с несходным характером их сезонной и годовой динамики численности. К. Д. Зыков и Н. Н. Карташев (1960) в этих различиях, встречающихся в пределах одного географического района, видят специфичность проявления жизненных условий в пойме.

В зависимости от высоты разливов и морфологии поймы в ней наблюдается сложная картина размещения зверьков. На обвалованных участках дельты Волги, не подвергающихся действию весеннего паводка, преобладает домовая мышь, а на участках, затопляемых паводком, в зависимости от его высоты отмечается преобладание то одного, то другого из трех видов мелких мышевидных грызунов (домовая и полевая мышь, обыкновенная полевка). После года с высоким разливом обыкновенная полевка сохраняется только в немногих стациях (зарослях бурьянистой растительности и тростника). В случае, если за годом с высоким паводком следует год с низким паводком, то обыкновенная полевка лишь на третий год широко заселяет другие стации: берега рек, луга, заросли рогоза (Романов, 1957в; Сахарников, 1938).

Численность ряда пойменных обитателей не столь тесно зависит от разливов, что объясняется их образом жизни. Характерный пример этого — синантропные животные (грызуны, птицы), численность которых в пойме более постоянна, чем видов, не связанных с населенными пунктами. Имеют значение и особенности экологической ниши животных. Более изменчива динамика наземных форм (т. е. связанных с землей убежищами и питанием), чем, например, кустарниковых видов. Так, в дельте Волги большим колебаниям численности подвержена популяция фазанов. При очень высоких половодьях гибнут почти все кладки и численность фазанов резко падает (Луговой, 1963).

Между тем для некоторых видов (коршун, чеглок, орлан-белохвост, отчасти кобчик) условия существования в дельте Волги более благоприятны, что выражается в их высокой и устойчивой по годам численности, большой плотности гнездования, низкой постэмбриональной смертности (Кривоносов, 1963б).

В связи с разной численностью и размещением хозяев несходны во влажные и засушливые годы размещение и численность в пойме клещей. Так, если в годы с большим разливом распространение *Dermacentor marginatus* в дельте Дона было ограничено территорией второй террасы, то в отсутствие разлива (1950) ареал его резко расширился, а плотность возросла (Боженко, Шевченко, 1954).

И. Н. Нефедова (1958) проследила динамику численности блох *Ceratophyllus consimilis* Wagn. на грызунах с незаливаемых и заливаемых участков поймы. Оказалось, что при сходном характере динамики блох (подъем численности в июне, падение в июле и последующее нарастание в августе и сентябре) период их паразитирования на зверьках заливаемых участков более растянут. Последнее автор связывает с повышенной влажностью заливаемых участков в жаркий период лета. Характерно и более быстрое и высокое нарастание численности блох на незаливаемых участках осенью (рис. 12).

Из-за различий гидрологического режима рек на разных меридиональных отрезках речной долины может быть различной фенология насекомых. Весенний подъем воды обычно задерживает в поймах вылет слепней из куколок. Но в поймах южных рек, берущих начало в горах и имеющих поэтому летний паводок, такой задержки вылета не наблюдается (Мончадский, 1956).

Фенология насекомых очень тесно связана и с климатическими условиями в период разлива. Разлив вызывает дружное отрождение насекомых преимущественно в тех случаях, когда он происходит при сравнительно низких температурах и продолжается короткое время, причем стимулирующим началом, как показано О. П. Кришталем (1955), является контактная влажность, а также однообразный температурный режим, в частности равномерное прогревание верхнего слоя почвы. Замедленное развитие происходит главным образом при средних разливах, когда вода задерживается на более длительное время. В зависимости от микрорельефа разные участки заливаются на разное время и глубина водного слоя бывает весьма неодинаковой. Все это, вместе взятое, приводит к тому, что на разных местах почва прогревается неодинаково, а это, в свою очередь, ведет к неравномерному отрождению личинок и выходу имаго. Наиболее позднее развитие, согласно О. П. Кришталю, наблюдается на тех участках, где вода задерживается на более длительный период.

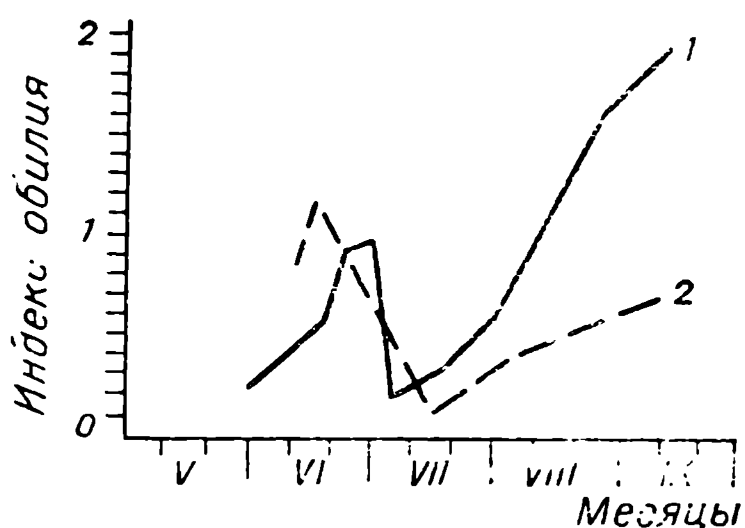


Рис. 12. Кривые численности блох (*Ceratophyllus consimilis* Wagn.) на грызунах, обитающих на незаливных (*1*) и заливных (*2*) участках поймы (по И. Н. Нефедовой, 1958).

Сложную разногодичную изменчивость насекомых в поймах подтверждают и другие исследователи.

Сравнивая данные за разные годы, В. Н. Беляева (1955) отметила, что в пойме Урала в 1951 г., при засушливом и проходившем второй год без паводка лете, наблюдался очень высокий процент жуков среди насекомых, собранных с крон. Наоборот, в более влажном 1952 г., с обильными снегами, запоздавшей весной и значительным паводком шло сильное развитие фауны чешуекрылых (гусениц), тлей и перепончатокрылых, что повело к уменьшению относительной численности жуков.

В Волго-Ахтубинской пойме мошки и комары оказались наиболее многочисленными в годы высокого разлива, слепни, наоборот, в годы умеренного разлива, но обе группы насекомых были многочисленны при минимальном числе летних осадков (Олсуфьев, Петров, Хлюстова, 1958). По отдельным годам наиболее резкие колебания численности отмечены у мошек (в 20 раз и более), затем у комаров (в 5 раз). У слепней численность колебалась лишь в 1,5—2 раза.

В связи с тем, что разливы неодинаково влияют на ход развития разных по биологии групп насекомых, различны в пойме и их сезонные аспекты. Так, в той же Волго-Ахтубинской пойме мошки наиболее многочисленными были в июне, комары — в июне и июле, слепни — в мае и июле, жигалки были обычны в июле и августе.

На то, что реакция на разлив не сходна у разных групп и форм кровососущих насекомых, указывают и данные А. С. Мончадского (1956). В дельтах южных рек высокий разлив усиливает проточность поймы, личинки чаще попадают в основное русло реки и гибнут. В такие годы численность комаров (*Aëdes vexans* Mg., *A. caspius* Pall.) уменьшается. Однако при высоком разливе возрастает площадь более постоянных озер, стариц и ильменей, а после спада воды увеличивается площадь для массового выплода малярийных (*Anopheles hyrcanus* Pall., *A. maculipennis messeae* Fll., а в более южных районах —*A. maculipennis sacharovi* Favre и *A. pulcherrimus* Theob.) и немалярийных (*Culex modestus* Fic., *Mansonia richiardii* Fic. и др.) комаров.

Очень ярко в поймах рек в связи с разливами и метеорологическими условиями проявляется разногодичная изменчивость в фитоценозах. В Колыванской пойме Оби засушливый 1955 г. обусловил формирование в середине июня ксерофитного облика луга (Пеньковская, 1963б). В 1956 г. (лето прохладное и дождливое) благодаря раннему развитию значительного количества гигромезофитов и гигрофитов этот луг приобрел черты настоящего мезофитного луга. Общие виды, отмеченные за эти два года, составляли 21,6%.

При наблюдении за разногодичной изменчивостью луговых ассоциаций Е. Ф. Пеньковская установила, что виды, выступающие эдификаторами в годы наиболее благоприятного для них сочетания условий внешней среды, в последующие годы обязательно присутствуют в травостое в виде небольшой, а иногда и значительной примеси. Вызывая резкое увеличение обилия того или иного вида, благоприятные условия переводят его из категории субэдификатора или сопутствующего вида в категорию эдификатора. С этим же связано расширение границ той или иной ассоциации и перемещение ее по склону. В различные годы на разных участках склона может возникнуть необходимый комплекс условий, где вид, благодаря своим биологическим особенностям, может выступить как главный строитель фитоценоза. Потеря роли эдификатора — строителя главных ступеней сообщества — одним видом и приобретение его другим приводит, благодаря ежегодным изменениям сочетаний определенных комплексов условий, к изменению структуры фитоценоза, границ его распространения, а следовательно, и к возникновению очень динамичной в условиях поймы новой ассоциации.

Сложный и своеобразный характер взаимосвязи гидрологического режима и растительности в пойме Нижней Оби вскрывает Э. Е. Роднянская (1962). В смешанных осоково-кочкарниковых и канареечниково-осоковых фитоценозах в годы сильного разлива значительно пышнее и обильнее развивается канареечник. Осока же, наоборот, будучи прижата сеткой полегших и укоренившихся стеблей канареечника, находится в угнетенном состоянии. В годы сильного разлива изменяется и флористический состав отдельных растительных группировок. Например, в разнотравно-злаковых и разнотравно-осоковых травостоях количество разнотравья в данный и последующий годы обычно сокращается. Это связано с преобладанием у разнотравья генеративного способа размножения, а процесс цветения и плодоношения в годы сильного разлива нарушается. Об изменении растительности в пойме под влиянием половодий писали Л. А. Пиотренко (1965), Л. С. Родман (1966), Б. Н. Горбачев и А. И. Луценко (1970).

Большая динамичность биологических явлений в речной пойме особенно ярко выступает при сравнении с коренными берегами. Долины в противоположность медлительности преобразования водоразделов (Крашенинников, 1922) находятся в состоянии непрерывной изменчивости геопластики и сопутствующей ей неустанной подвижности всего физико-географического режима. Метаморфоз этот совершается обычно с такой быстротой и столь ясно связан с вызывающими его причинами, что может быть учтен с необходимой точностью (Беклемишев, 1947, 1956).

Это явление хорошо подтверждается на ботанических материалах. В материковых условиях природно-климатические факторы обычно изменяются постепенно и плавно, не вызывая резких изменений в структуре растительных сообществ, так как они в большинстве являются коренным типом растительности и на протяжении длительного времени хорошо приспособились к местным условиям.

Иная картина наблюдается в пойме, где сталкиваются два таких мощных фактора, как природно-климатические условия зоны и воздействие реки. И если комплекс факторов внешней среды, обусловленный влиянием зоны, изменяется постепенно и малозаметно, то воздействие реки на пойму может проявляться очень резко в сравнительно короткий отрезок времени и существенно менять местообитание луговой растительности (Пеньковская, 1963б; Роднянская, 1961).

Сравнивая развитие растительности на плакорах Средней Азии, где оно идет весьма замедленными темпами, в полном соответствии с установившимися условиями этих местообитаний, Ф. Н. Русанов (1947) характеризует развитие флоры и растительности речных долин «колоссальной динамичностью».

Справедливость сказанного о большой динамичности биоценозов и более частых циклах динамики в поймах по сравнению с материком иллюстрируется ниже на материале по мышевидным грызунам и землеройкам в среднем течении Оби.

В 1958 г. при большом разливе в Коломинской пойме Оби было поймано, как мы писали, 22 зверька (2 зверька на 100 цилиндро-суток), а на коренном берегу Оби — 368 экз. (122,6 экз. на 100 цилиндро-суток). В 1968 г. при малом разливе в пойме было поймано 894 зверька (на 100 цилиндро-суток — 50,3 экз.), а на коренном берегу — 315 экз. (на 100 цилиндро-суток — 40,6 экз.). В 1969 г. разлив был опять очень высокий и в пойме Оби было поймано 15 зверьков (1 экз. на 100 цилиндро-суток), а на коренном берегу — 121 зверек (13,4 зверька на 100 цилиндро-суток).

Эти данные говорят о большой разнице в амплитудах колебаний численности зверьков в пойме и на коренном берегу. В то время как в пойме биомасса мелких зверьков изменяется в отдельные годы в 25—50 раз, на коренном берегу — всего в 3—10 раз. Важно подчеркнуть и большую частоту подобных циклов динамики в речной пойме, где высокие и продолжительные разливы — явление в общем довольно частое.

Несходный ритм изменений численности в пойме и во внепойменных лесах отмечает у рыжих полевок М. Н. Бородина (1960а). В Окском заповеднике за 1947—1949 гг. условия обитания этого зверька изменились весьма значительно. В 1947 г. был максимальный уровень паводка. В 1949 г. наблюдался необычно низкий его уровень. В 1947 и 1949 гг. дуб не плодоносил. В 1948 г. урожай его был обильным. Обилие корма осенью 1948 г. и минимальное затопление поймы весной 1949 г. создали условия для массового размножения рыжей полевки в пойменных лесах в 1949 г. Сентябрьский показатель численности ее для этого года оказался равным 35 зверькам на 100 цилиндро-суток. В лесах внепойменного массива этот показатель равнялся 2 и 6.

Касаясь других общих закономерностей динамики биоценозов речных долин, необходимо указать, что для этого типа ландшафта характерно участие в сукцессионных сменах представителей нескольких зональных комплексов. Последнее связано с интразональным положением долин и сборностью их ценозов. Если в зональном типе ландшафта разногодичные преобразования ценозов происходят в целом в однотипном биоценозе, свойственном данной ландшафтно-

географической зоне, то в речной пойме в этот процесс включается гетерогенный ценоз, что не может не усложнять картину и не вносить в нее элементы динамики, свойственные зональным комплексам. Тесные контакты пойменных и междуречных ценозов в некоторой степени способствуют интенсивному проявлению разногодичной динамики пойменных биоценозов. Видовой состав и численность расселительных стадий растений и животных, ежегодно попадающих на ту или иную территорию, — один из основных факторов, обусловливающих состав и смену биоценозов (Беклемишев, 1956).

В результате подключения к пойменным ценозам зональных компонентов сукцессионный ряд может приобрести аспекты того или иного зонального комплекса. Так, в 1970 г. в пойме Средней Оби в результате продолжительного стояния полой воды в низинах поймы создалось много мелководий, которые поддерживались в течение длительного времени, а в некоторых местах даже до середины июля. Это привело к задержке в пойме многих пролетных птиц. Наличие в пойме турухтанов, плавунчиков, хрустанов и других видов придавало биоценозу местной поймы в начале лета даже тундровый характер.

БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ В ИЗУЧЕНИИ РЕЧНЫХ ДОЛИН

РЕЧНЫЕ ДОЛИНЫ — ПУТИ СЕЗОННЫХ МИГРАЦИЙ И КОЧЕВОК ЖИВОТНЫХ

Речные долины — важнейшие, а в некоторых районах и почти единственные пути сезонных пролетов птиц. На это обращал внимание Н. А. Северцов (1950), который писал, что долина Дона служит сборным местом отлетающих птиц. Птицы, прилетающие весной, напротив, не останавливаются на Дону (кроме немногих), спешат вверх по его притокам — Битюгу, Хопру и другим, долины которых благоприятны для вывода птенцов.

О преобладающем значении долины нижнего течения Урала и его дельты как пролетного пути птиц в огромном районе Прикаспия писал Н. П. Дубинин (1953). Птицы стягиваются здесь к ленте реки, лесам, заливным лугам и озерам, сосредоточенным в долине. Места, через которые проходят густые пролетные потоки птиц, именуются «экологическими каналами» (Страутман, 1957), «направляющими линиями» (Кумари, 1969), «экологическими руслами» (Туров, 1958а, Неручев, 1969).

Связь миграционных путей птиц с долинами рек объясняется тем, что по долинам весенние явления распространяются быстрее (Родионов, 1969).

Использование птицами поймы в качестве направляющих линий несходно на разных реках. Так, верхняя Кама не является крупной магистралью пролета (Воронцов, 1949). Основные пути лежат западнее—по Вятке, Сысоле, системе Северной Двины, и восточнее—по Уфе, Белой и системе Оби. Объясняется это тем, что направление течения верхней Камы не совпадает с общим направлением весенних перемещений птиц на север.

Широтное направление Оки (Туров, 1958а) делает ее также непригодной для пролета большинства птиц. Волга, Нижняя и отчасти Средняя Кама, крупные реки, текущие меридионально, служат основными магистральными путями пролетов в южной половине европейской части Союза.

В Западной Сибири очень интенсивный путь весенней и осенней миграции приурочен к поймам Оби и Иртыша. В этих экологических желобах создается большая концентрация весной и осенью разных

групп птиц. Ориентирующее направление долины для мигрантов подтверждается концентрацией стай, отдельных групп или одиночных пар летящих птиц вдоль русла реки, а также вдоль некоторых элементов поймы, имеющих общее меридиональное направление. Так, поздней осенью, в конце сентября и в начале окрября, хорошо заметна связь пролетающих северных нырковых уток-гоголей, чернетей и других с длинными пойменными старицами, ориентированными в направлении основного пути отлета.

Для ряда видов воробьиных таким ориентиром служит луговой берег основного русла реки. Осенью, начиная с августа, в течение всего дня летят с севера большие стаи желтых и белых трясогузок, ласточек-касаток и береговушек.

Сроки и характер миграций птиц вдоль долины Оби весьма отличны от миграций на междуречьях. Так, в пойме Оби хорошо прослеживается волнообразный характер передвижения птиц, между тем в Васюганье, вне долин, пики весеннего пролета сливаются (Дубовик, 1967). Это можно объяснить более поздним вскрытием озер на водоразделах, отчего сроки миграции различных видов и отдельных групп гусеобразных совпадают. Здесь гуси летят одновременно с утками; в пойме же Оби массовому весеннему перемещению уток предшествует массовый пролет гусей.

В отличие от междуречий в пойме Оби наблюдается растянутость сроков появления и заселения птицами различных участков, а также растянутость сроков их размножения, что связано с разновременностью освобождения различных частей поймы от полых вод и с разновременностью развития на них растительности (Гынгазов, 1963).

Значение речных долин как главных путей для перелетных птиц несходно для разных видов. По наблюдениям Ю. А. Исакова (1949), сразу же, как только тронулся лед на Волге, появились сизые и обыкновенные чайки. Они шли небольшими стаями вверх по течению, следуя всем изгибам реки. Обыкновенные чайки летели не только по долинам рек, часть их сворачивала с Пушмы и Мологи на крупные озера водораздела и следовала далее к северу по долинам мелких рек (рис. 13).

По разным желобам проходил весенний пролет серых гусей и гуменников. Их стаи появлялись с юга и летели по течению Волги, не придерживаясь особенно точно русла реки.

Основные пути настоящих речных уток пролегали также по долинам рек. Однако стаи их часто сокращали путь, пролетая значительное расстояние над сушей. Шли утки и над центральными частями междуречья, вдоль серии больших озер и разливающихся весной мелких речек.

Пролетные хищники не следовали строго изгибам реки, пересекали луга и леса. Можно было наблюдать птиц и вне долины Волги, но там их было мало, в то время как в пойме пролет в некоторые дни был весьма интенсивным.

Наименее четко были выражены пути у воробьиных птиц. Заметного движения воробьиных вдоль долины Волги не наблюдалось, по крайней мере в первой половине весны. В долине Мологи, которая соответствовала основному направлению движения птиц, концентрировалось большое количество стаек воробьиных и оформлялся пролетный путь. Он занимал весьма широкую полосу, так как разные виды придерживались разных частей долины в зависимости от их экологических потребностей.

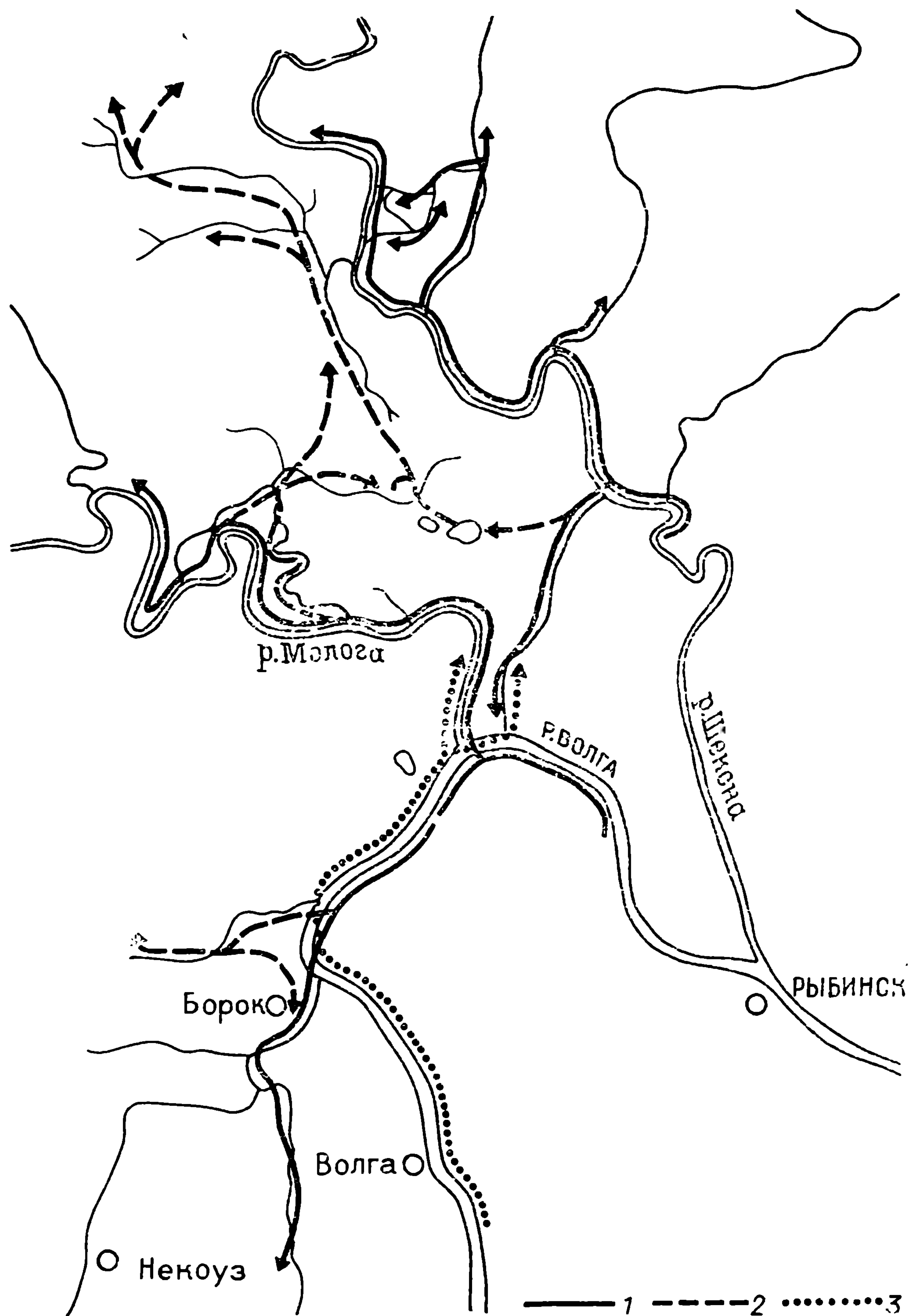


Рис. 13. Схема путей весеннего пролета чаек (по Ю. А. Исакову, 1949а).

1 — ранневесенний путь обыкновенных и сизых чаек; *2* — только обыкновенных чаек; *3* — поздневесенний путь сизых чаек.

Птицы при сезонных перелетах пользуются речными долинами для преодоления высоких гор, пустынных районов и других «трудных» ландшафтов. В Карпатах об этом свидетельствуют находки весной и осенью глубоко в горах по речным долинам видов, чуждых горной фауне — степных, полевых и луговых луней, степных орлов, болотных сов, черных крачек и других птиц (Страутман, 1953).

Речные долины используются также и наземными животными для сезонных перекочевок. Вдоль Оби, Надыма, Пура и Таза с севера на юг кочует значительная часть песца. Вдоль пойм таежных рек совершают кормовые кочевки лоси, оставляя многочисленные тропы,

хорошо видные с самолета. Часть лосей кочует вдоль пойм и летом, спасаясь от гнуса. Косули вдоль пойм кочуют из лесостепных районов в таежную зону, где они достигают сел Березова, Самарова и Каргаска (Лаптев, 1958, 1963).

В связи с внутривековыми колебаниями разливов, хозяйственным преобразованием речной поймы и другими причинами направление и протяженность сезонных кочевок животных вдоль долин претерпевают большие изменения. В работе Н. П. Дубинина (1953) приводятся факты подобных изменений в нижнем течении Урала, происшедшие за последнее столетие. В качестве недавнего новообразования автор отмечает расширение зоны кочевок по долине реки некоторых видов (например, длиннохвостой синицы, желтоголового королька), сдвига в сроках осенних кочевок (например, большой синицы). Долина Урала стала новым путем пролета для славки-черноголовки, овсянки-ремеза, малой мухоловки.

Некоторые виды, при кочевках по речным долинам, проникают в чуждую для них область и изменяют экологические особенности.

РЕЧНЫЕ ДОЛИНЫ — ПУТИ РАССЕЛЕНИЯ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ

Речным долинам принадлежит особая роль в распространении различных видов организмов по территории земли.

Ввиду своеобразия почв в долине среднего течения Лены, словно бы внедряющихся сюда из более сухих, степных зон, вслед за почвами далеко на север вторгаются степные растения (ковыль, типец) и животные, например якутский суслик (Берг, 1947). По долине Лены (Ларионов, 1958, 1961) в северные районы (до пос. Кытыл-Жура, 61° с. ш.) проникают гадюки. Предел их распространения определяется наличием благоприятных мест для зимовки.

Известно большое число фактов, подтверждающих значение речных долин в распространении растений, беспозвоночных и позвоночных животных за пределы их обычного ареала.

По рекам южные виды растений проникают в северную местность, где только в пойме и могут выдержать конкуренцию с местными видами, поселяясь на сухих и теплых участках. За пределы поймы такие растения на севере не распространяются из-за бедности почв (Шенников, 1941). По Оби на север проник осокорь (тополь черный), серебристый тополь, ива. Сосна обыкновенная, являющаяся сравнительно теплолюбивой и ксероморфной породой, распространена на севере по наиболее теплым местообитаниям — песчаным почвам и пойменным участкам, где колебание температуры сглаживается влиянием текущей с юга реки (Крылов, 1961).

Тополевые леса в долине р. Анадыря представлены крупноствольными типами, резко контрастирующими с кустарниково-моховой тундрой междуречий, где березы в возрасте нескольких десятков лет имеют высоту 10—20 см (Шраг, 1954).

В местах северного предела своего распространения дуб выбирает преимущественно песчаные почвы, которые быстро нагреваются и хорошо проводят тепло,— он встречается здесь преимущественно на заливных лугах. Пойменные почвы плодородны, в них скорее, по сравнению с глинистыми почвами, идет передача тепла сверху вниз; кроме того, в речных долинах скопляется много снега, защищающего почву от чрезмерного охлаждения зимой (Танфильев, 1902).

На западе Северной Америки хвойные породы достигают дельты р. Маккензи. Северная граница распространения белой канадской ели (*Picea glauca*) проходит по долинам рек Арктического побережья Аляски.

За пределом распространения канадской ели вдоль рек встречаются тополь, ива и береза (часто в виде кустарника) (Drew, Shanks, 1965).

Проникновение за широту лесотундровой и тундровой зон древесной и кустарниковой растительности связано и с тем, что речные долины оттесняют почвенную мерзлоту.

На это впервые обратил внимание Г. И. Танфильев (1911), который писал, что причина приуроченности полярных лесов к берегам рек заключается в условиях, благоприятных здесь для удаления почвенных вод и вместе с тем для понижения мерзлоты. Вдали от рек и оврагов, особенно если местность ровная, талые воды не находят выхода из почвы, почему и уровень мерзлоты не может понизиться. Наоборот, по склонам к рекам и оврагам, также и на небольших выпуклостях, талые воды находят удобный сток, не застаиваются, почва лучше просыхает, скорее прогревается, и уровень мерзлоты сильнее понижается, чем на ровном месте.

Однако не всегда поймы рек на севере выполняют роль проводников леса. Бывает и наоборот, когда пойма продвигает тундру в южном направлении. Это происходит в тех случаях, когда долина реки слабо оформлена и русло, слабо врезанное в пойму, не оказывает достаточного дренирующего воздействия. Для продвижения тундры на юг по корытообразным долинам имеет большое значение помимо недостаточного дренажа явление температурной инверсии — застой в долине холодного воздуха (Мильков, 1953).

Аир болотный, сравнительно недавно (в 16 в.) появившийся в Европе, уже стал широко распространившимся здесь растением (Смиренский, 1952). Речные долины играли в расселении этого вида по европейской и азиатской частям нашей страны первенствующую роль, что можно видеть на примере поймы Оби, по которой он проник значительно дальше на север, чем по зональным междуречьям. Он многочислен в верхнем течении Оби, весьма обычен на пойменных озерах под Колпашевом (среднее течение, Томская область) и становится редким лишь в Александровской пойме Оби (север Томской области). При обследовании на севере Томской области 60 пойменных озер аир был нами встречен в 1963 г. лишь на одном озере. На междуречьях таежной зоны аир не обнаружен.

То же касается тростника и рогоза. Первый из них в Каменско-Сузунской пойме Оби (Алтайский край) — обычное растение. На многих староречьях он составляет весьма мощные займища. В Кол-

пашевской пойме тростник — более редкое растение. Рогоз весьма многочислен на озерах Коломинской поймы (под Колпашевом), а в Александрове встречен лишь один раз в прирусловом валу Оби. В нижнем течении Оби эти растения из фитоценозов выпадают.

О том, что окская пойма — место обитания ряда более южных растений, не встречающихся вне поймы, пишет С. С. Левицкий (1960). Местами в ограниченных местообитаниях здесь найдены: *Festuca sulcata* Hack., *Artemisia austriaca* Jacg., *Pedicularis laeta* Stev., *Fritillaria meleagroides* Patz., *Prunus spinosa* L. Более широко распространены на остепненных участках пойменных лугов *Koeleria delavignei* Czern., *Agrostis syreisteschikovii* P. Smirn.

Многие северные растения вдоль речных долин распространяются далеко на юг, где на междуречьях, из-за сухости климата. условия для их произрастания вовсе не пригодны. В долине Урала таковы единичные находки ландыша и будры. Продвижение мезофильных видов совершается в периоды половодья и по долинам Кушума и Багырдая. Так, по Багырдаю обнаружена таволга, мята, а по берегам озер — алтей, лабазник, ливатера и другие представители северного разнотравья (Иванов, 1953). Для поймы Урала отмечено постепенное увеличение к югу тростника обыкновенного (Богданов, 1964).

Данные о продвижении северной травянистой растительности по речным долинам в глубь степной и полупустынной зон содержатся в работах ряда авторов (Левина, 1938; Павлов, 1948б; Weaver, 1960).

Вдоль речных долин распространяется на юг древесно-кустарниковая растительность. По Уралу это отмечено для дубовых и вязовых лесов (Штейнберг, 1954а; и др.). Вдоль больших рек, впадающих в Черное и Каспийское моря, проникает в степную область осокорь. По Днестру он встречается в Бессарабии, по Днепру и его притокам — на Украине; распространяется по Дону и его притокам — Донцу, Хопру, Медведице и Вороне. По Волге осокорь спускается до Астрахани, а по Уралу до впадения р. Шобды (Шингарева-Попова, 1935).

На Русской равнине функции проводников растений выполняют и крутые правобережья речных долин (Мильков, 1953).

Условия, которые создаются в долинах под влиянием термического воздействия пойменных вод, утепляющих пойму на севере и охлаждающих ее на юге, способствуют продвижению к северу по речным долинам растений более южных широт, и, наоборот, делают более устойчивыми в южных областях растения северных районов (Шраг, 1954).

Вслед за древесными и кустарниковыми породами продвигаются по долинам рек многие беспозвоночные животные. Этот процесс хорошо прослежен в пойме Урала. Среди северных видов, вклинивающихся по долине Урала далеко в зону степей, Л. В. Арнольди и Д. М. Штейнберг (1952) отмечают жуков жужелиц (*Carabus granulatus* L., *C. estreicheri* F. W.), значительное число видов рода *Pterotichus, Agonum*, например, лесной таежный вид *A. mannerheimi*

Dej., майского восточного хруща (*Melolontha hippocastani* F.), восковика (*Trichius fasciatus* L.), усачей (*Lamia textor* L., *Rhumnusium graciticorne* Thery, *Strangalia quadrifasciata* L., *Stangulina attenuata* L. и др.), листоедов (*Chrysomela graminis* L., *Melasoma vigintipunctatum* Scop., *Agelastica alni* L.), долгоносиков (*Otiorrhynchus ovatus* L., *Lenyrus palustris* Scop. и др.).

По пойме распространены и дендрофильные виды бабочек, например *Phalera bucephala* L., *Leucoma salicis* L., *Eriogaster lanestris* L., *Daseochaeta alpium* Osd., *Belechia pingurnela* Tr. Из дендрофилов наиболее далеко на юг заходит ивовая паутинная моль *Hyponomeuta rorellus* Hb.

Южная часть поймы Урала имеет уже иной характер. Здесь появляются виды, связанные с приводной, но большей частью галофильной растительностью, так как пойма после спада воды частично осолоняется вследствие подъема грунтовых соленых вод из подпочвы. Из жуков здесь характерны виды, распространенные далее в пустынной зоне: листоеды (*Stylosomus tamarisis* H.-S.), долгоносики (*Chloebius immeritus* Boh., *Coniatus schrenki* Gebl., *Geranorrhinus pusillus* Motsch), связанные с кустарниками *Tamarix* (Передельский, 1950; Гурьева, 1954; Кришталь, 1955; Мончадский, 1956; Лопатин 1953).

Г. В. Бошко (1953) выделяет группу слепней, широко распространенных (эвритопных) на Украине, проникновение которых в различные физико-географические зоны происходит по долинам крупных рек. В эту группу автор включает *Tabanus bromius* L., *T. autumnalis* L., *S. bovinus* L., *T. solstitialis* Schin., *Chrysops relictus* Mg., *Chrysozona pluvialis* L., *Chrysops caecutiens* L. и др. По долине Днепра и других рек многие южные виды (*T. nigrivitta* N. ols., *T. bromius*, *T. flavofemoratus* Strobl., *T. autumnalis* L., *T. brunnescens* Szil., *Chrysozona pallens* Lw.) проникают на север до Остра и Канева, а северные — *T. montanus*, *T. fulvicornis, T. tropicus* на юг до Запорожской и частично Херсонской областей.

То же явление для рек Сибири, текущих в меридиональном направлении, отмечает О. Н. Сазонова (1949) и Н. А. Виолович (1966, 1968). Согласно данным последнего, по пойменным биотопам слепни, свойственные таежной и даже тундровой зонам Сибири, проникают на юг до Алтая, Тувы и Северной Монголии. В то же время степные и полупустынные виды встречаются в таежной, лесотундровой и даже тундровой зонах (рис. 14).

Как пишет Н. А. Виолович, для фауны слепней поймы типично наличие в ее составе видов, которые отсутствуют в данной ландшафтно-географической зоне. Наиболее отчетливо это проявляется в фауне слепней степной, полупустынной и пустынной зон, где сохраняются гигрофильные и мезофильные виды таежного фаунистического комплекса, встречающиеся здесь по поймам крупных рек значительно далее южных границ своих ареалов, как северотаежные *Chrysops nigripes* Ztt. или *Hybomitra nigricornis* (Ztt), обитающие в старых тополевниках долины рек Тэс на крайнем юге Тувы. Такая же инверсия видов слепней в несвойственные им зоны наблюдается и на севере, где в поймах рек, протекающих в таежной зоне, можно обнаружить слепней, свойственных степям и полупустыням юга, например *Haematopota desertorum* Szil., *H. turkestanica*

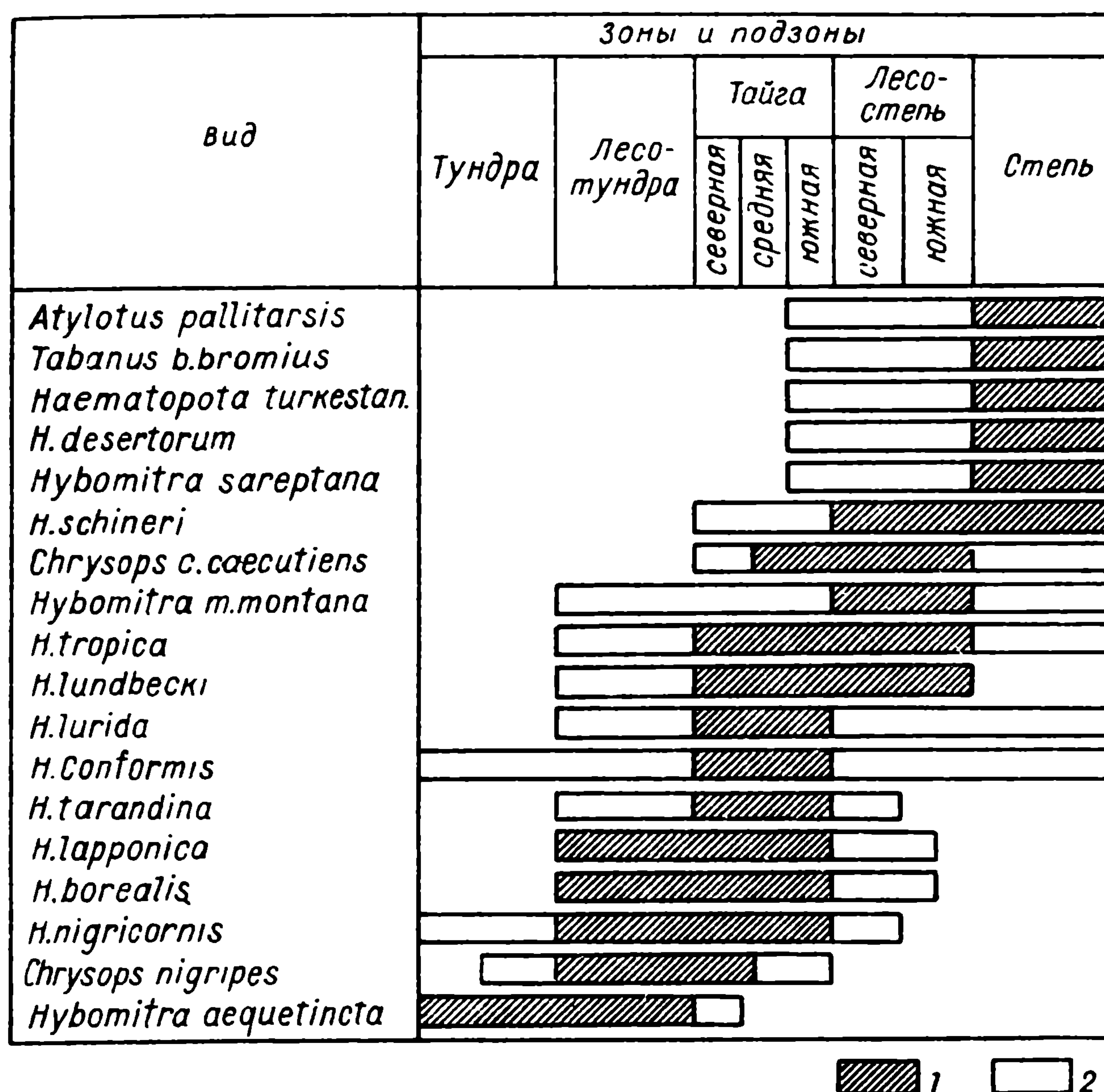


Рис. 14. Проникновение слепней по долине Оби в несвойственные им ландшафтные зоны (по данным Н. А. Виоловича, 1966).

1 — распространение вида в свойственной ему ландшафтно-географической зоне; 2 — проникновение вида в несвойственную ему зону.

(Kröb), *Atylotus pallitarsis* (Ols.), *Tabanus bromius* L. и некоторых других, в том числе типичного степняка *Chrysops relictus* Mg.

Н. А. Виолович говорит о проникновении типичного представителя фауны слепней северной тундры, имеющего циркумполярное распространение *Hybomitra aequetincta* (Beck.), в пойму Енисея и Колымы, в район Подкаменной Тунгуски, а также в высокогорные тундры Алтая и Тувы. В данном случае,— пишет Н. А. Виолович,— биотопы поймы представляют собой места переживания, сходные с таковыми недалекого геологического прошлого, по-видимому, плейстоцена, когда слепни этого вида были широко распространены на обширных территориях Сибири и Канады.

Приведем данные А. В. Федюшина (1944, 1960) о значении речных долин в распространении иксодовых клещей. Описывая северную границу сплошного распространения клеща *Dermacentor pictus* в Омской области, А. В. Федюшин говорит, что к северу от зональной границы, в пределах зоны темнохвойного леса этот вид все же может быть найден, но лишь по поймам рек, идущим с юга, и где местность теряет характер тайги и принимает вид лесостепи. Такой характер распространения имеет, например, клещ в южной части Усть-Ишимского района (с. Орехово), лежащего целиком в зоне темнохвойного леса, а также на правом берегу прииртышской поймы в Тарском и Знаменском районах.

Причиной распространения клеща по долинам крупных рек севернее границ его сплошного обитания является, по А. В. Федю-

шину, более сухой и теплый климат поймы при условии не ежегодных, или не целиком затапливающих пойму разливов.

С речными долинами связаны наиболее северные находки клещей *Ixodes persulcatus* в Восточной Сибири. Как сообщает Б. В. Шихарбеев (1967), в Иркутской области в пределах 58—59° с. ш. этот вид распространен лишь в пойменных лесах.

В качестве дополнительного примера сошлемся на распространение иксодовых клещей на юге. Так, пойменные леса Урала и его



Рис. 15. Распространение видов птиц по долине Урала (по Н. П. Дубинину и Т. А. Торопановой, 1956).
1 — главные районы исторических расселений; 2 — районы циклических пульсаций границ ареалов; А — переходная зона от зауральских степных увалов к холмистому району и степи; Б — то же, от степи к полупустыне; В — то же, от полупустыни к пустыне.

притоков являются почти единственными биотопами *Ix. ricinus*, *Dermacentor marginatus* и *D. pictus* (Ганиев, 1954).

Накоплено много фактов, характеризующих современную роль речных долин в распространении позвоночных животных. Много таких примеров в орнитологии. По данным Н. А. Гладкова (1936), поймы рек вводят в фауну пустынной зоны большое количество видов птиц. В Туранскую низменность река приводит, по крайней мере 3/4 ее орнитофауны. Получаются как бы языки распространения птиц, вдающиеся в пустыню вдоль речных долин.

Далеко в глубину степей, полупустынь и пустынь проникает много видов птиц по долине среднего и нижнего течения Урала. За последние 30—40 лет по ленте пойменных лесов этой реки произошло продвижение на юг тетерева. Резко изменилось за тот же период и участие серой куропатки в составе фауны нижнего течения Урала. Несравненно выросла численность этого вида, и южная

граница его ареала продвинулась далеко на юг (Дубинин, 1953; Дубинин, Торопанова, 1956).

На рис. 15 показано движение видов птиц и их расселение по новым районам долины Урала в связи с экологическими изменениями, которые наступили здесь в течение последнего полвека (изменение уровня Каспийского моря и стока воды).

От Орска, где долина Урала принимает широтное направление, происходит расселение разных видов с Востока на Запад. Наиболее ярким представителем этих видов является дубровник. Другой основной пункт, от которого идет расселение птиц,—второй поворот долины Урала близ Уральска. Преодолев здесь переходную зону от степи к полупустыне, многие виды, например лесной конек, речной сверчок, за прошедшие полвека продвинулись с севера на юг, достигнув зоны пустыни. Навстречу им из районов побережья Каспийского моря продвигается желтая овсянка. В прошлом веке от Гурьева до Верхнеуральска расселился ремез.

По долине Верхней Камы в пределы таежной зоны проникают сапсан, чеглок, дербник, тетерев, перепел, коростель, чибис, козодой, иволга (Воронцов, 1949). Эти виды наиболее тесно связаны с поймой и в пределах елово-пихтовой подзоны встречаются только в долине Камы и ее притоков. Южнее, в елово-липовой подзоне, распространение этих видов не связано столь тесно с долиной реки.

В долине Средней Оки из 64 гнездящихся здесь видов 7 — проникшие из других зон (Туров, 1958а). Это мородунка, сизоворонка, удод, иволга, дубровник, садовая овсянка и щурка золотистая (в Рязанской области проходит северная граница ареала последнего вида).

Экологически обитатели Средней Оки значительно отличаются от птиц Верхней Камы. С лесом или с древесными насаждениями здесь связаны лишь три вида: иволга, сизоворонка и садовая овсянка (удод обитает в пойме Оки лишь на больших останцах и включен в эту группу условно). Остальные виды приурочены к открытым пространствам — лугам (мородунка), обрывам (золотистая щурка) и кустарникам (дубровник). Подобное распределение птиц по местообитаниям, как пишет И. С. Туров, хорошо соответствует разнообразию стаций долины Средней Оки и всему характеру ее поймы с обширными лугами, заросшими местами кустарниками с отдельными деревьями или рощами.

Виды птиц лесной зоны и связанные с древесно-кустарниковой растительностью проникают по долинам рек в лесостепь и степь. Так, в пойме Средней Волги из 43 видов гнездящихся птиц 4 вида — пришельцы (мородунка, дубровник, вертишейка, малый пестрый дятел). Все эти виды (исключая дубровника) по своему происхождению относятся к северным или широко распространенным в пределах лесной зоны видам.

В дельту Волги по долине также доходят виды, связанные с древесно-кустарниковой растительностью: большая синица, лазоревка, кукушка и большой пестрый дятел.

О расселении в глубину лесных массивов Беловежской пущи жулана по долинам рек сообщают В. Ф. Гаврин и В. А. Данкевич (1958). Вдоль долины Оби далеко на север Западной Сибири проникает береговая ласточка (Формозов, 1964).

Приведем примеры, характеризующие распространение вдоль речных долин наземных позвоночных животных.

Из лесной зоны в лесотундру, примыкающую к Большеземельской тундре и Ямалу, проникают бурый медведь, лисица, белка (Сдобников, 1937; Дунаева, Кучерук, 1941). По пойме Волги на юг до широты Саратова проникает лось. Известны его отдельные заходы южнее Камышина (Строганова, 1954). Вдоль восточного склона Урала лось распространился вплоть до истоков р. Щучьей, заходя далеко в пределы лесотундры и тундры (Долгушин, 1953). Выходя в тундру, он поселяется в приречных ивовых зарослях. Проникая в степную зону, лось выбирает пойменные и байрачные леса (Кириков, 1960).

О распространении кабана на север Казахстана и в южные районы Западной Сибири вдоль речных долин пишет А. А. Слудский (1956). Появившись в начале 40-х годов в долине Урала, кабан поселился там в пойменных лесах (Руковский, 1947; Фоканов, 1954).

По долине Волги и ее притокам в степь и даже полупустыню проникают обыкновенный еж, малая бурозубка, лесная мышь, заяц-беляк, черный хорь (Строганова, 1954), соня-полчок (Гептнер, 1936).

По данным И. И. Барабаш-Никифорова (1958), по облесенным поймам несколько продвинулась на юг на территорию Среднего Поволжья темная полевка (*Microtus agrestis*). Узким «языком» выдвигается на юг и ареал лесной полевки (*Clethrionomys glareolus*). Если в 1940 г. этот грызун не встречался южнее Павловска, то с 1954 г. он попадается по всей долине Дона до Белой Горки (южнее Бочугара) и, возможно, продвинулся дальше. Продвижение на юг рыжей полевки прослежено по облесенным поймам Медведицы, Иловли и Волги. Основными стациями этого вида в Нижнем Поволжье являются леса. В северных и западных (пограничных с Воронежской областью) районах она обитает главным образом в водораздельных лесах, составляя 30—60% выловленных здесь грызунов. Южнее (до границы ареала) основной, а затем и единственной ее стацией становятся пойменные леса. При этом относительная численность полевки в населении грызунов пойменных лесов начинает по мере продвижения на юг и восток снижаться, а в крайних точках ее численность достигает только 4—9% (Щепотьев, Спицин, 1965).

Обзор данных о проникновении обыкновенной полевки по речным долинам в южные районы европейской части СССР содержится в книге, посвященной эволюционной экологии этого вида (Максимов, 1964). В степной зоне, именно в речных долинах, обыкновенная полевка будучи влаголюбивым видом находит наиболее благоприятные условия для жизни и является здесь более обычным зверьком, чем в речных поймах лесной зоны (Туров, 1958а). То же отмечается и в отношении обыкновенного хомяка (Виноградов, Громов, 1952).

Хорошо прослеживается процесс расселения мышевидных грызунов и насекомоядных в пойме Оби. В нижнем течении этой реки, по данным А. С. Николаева (1969), на широте северотаежной подзоны, из лесостепных ценозов имеются два вида, из таежных — три, из лесотундровых — один. В верхнем течении Оби на широте юга

лесостепной и степной зон таежные виды в ценозах мелких млекопитающих представлены шестью видами, лесостепные — пятью, степные — одним и синатропные — двумя.

Северная граница распространения мыши-малютки на всем протяжении ее ареала в СССР проходит в пределах таежной зоны. Этот вид в Западной Сибири севернее окрестностей с. Березова не встречался. В горных районах Урала мышь-малютка раньше ни разу не была обнаружена выше лесного пояса. Однако в последнее время этих грызунов стали встречать значительно севернее. В. Н. Бойков добыл три мыши-малютки в лесотундре всего в 35 км южнее Полярного круга, в нижнем течении р. Полуй (Ямало-Ненецкий национальный округ) на пойменном заливном лугу с осоково-хвощовой растительностью (Бойков, Большаков, 1968). Проникновение мыши-малютки вдоль речных долин далеко в глубь тайги известно и для Дальнего Востока (Слепцов, 1947).

О проникновении далеко на север по пойме Оби куторы пишет В. В Крыжановская (1963).

На севере Западной Сибири по долинам рек, берущим свое начало в тайге, многие лесные животные (белка, летяга, бурундук, красная полевка) встречаются гораздо севернее (на 250—300 км и более), чем по водоразделам (Телегин, 1963). Так, летяга, бурундук и белка встречаются до пос. Уренгой на р. Пур и даже значительно севернее, особенно последний вид; на водораздел же Надыма и Пяку-Пура они выходят в районе фактории Вынга-Пур и реки Пур-Пе.

Неширокие болотисто-тундровые водоразделы не являются препятствием для красных и других полевок, но для прочих лесных форм они представляют непреодолимое препятствие. На реках Ныда, Большая Хета В. И. Телегин не встречал бурундука и белку, хотя условия для их жизни имеются. Между тем по долинам рек Пур, Таз, Енисей оба вида встречаются гораздо севернее. Граница распространения этих видов на севере Западной Сибири имеет весьма своеобразное очертание, что мы иллюстрируем на примере бурундука (рис. 16).

Расселению растительных и животных организмов по речным долинам способствует большое природное единство этого ландшафта. Если природа междуречий на зональных отрезках изменяется очень резко, ставя серьезные, а для многих видов и непреодолимые преграды для расселения видов из одной широтной зоны в другую, то природа поймы сохраняет на большом протяжении многие общие и сходные черты и в то же время резко отличные от зональных междуречий (см. гл. II). Общие черты пойменного ландшафта почвы, растительность, однотипные водоемы, постоянное наличие воды, высокий уровень грунтовых вод, климатическое влияние потока реки, утепляющего долину на севере и охлаждающего на юге — все это сближает условия обитания организмов в долинах на разных широтах и способствует расселению видов. Если животное или растение проникло в долину, то его дальнейшее распространение по ней

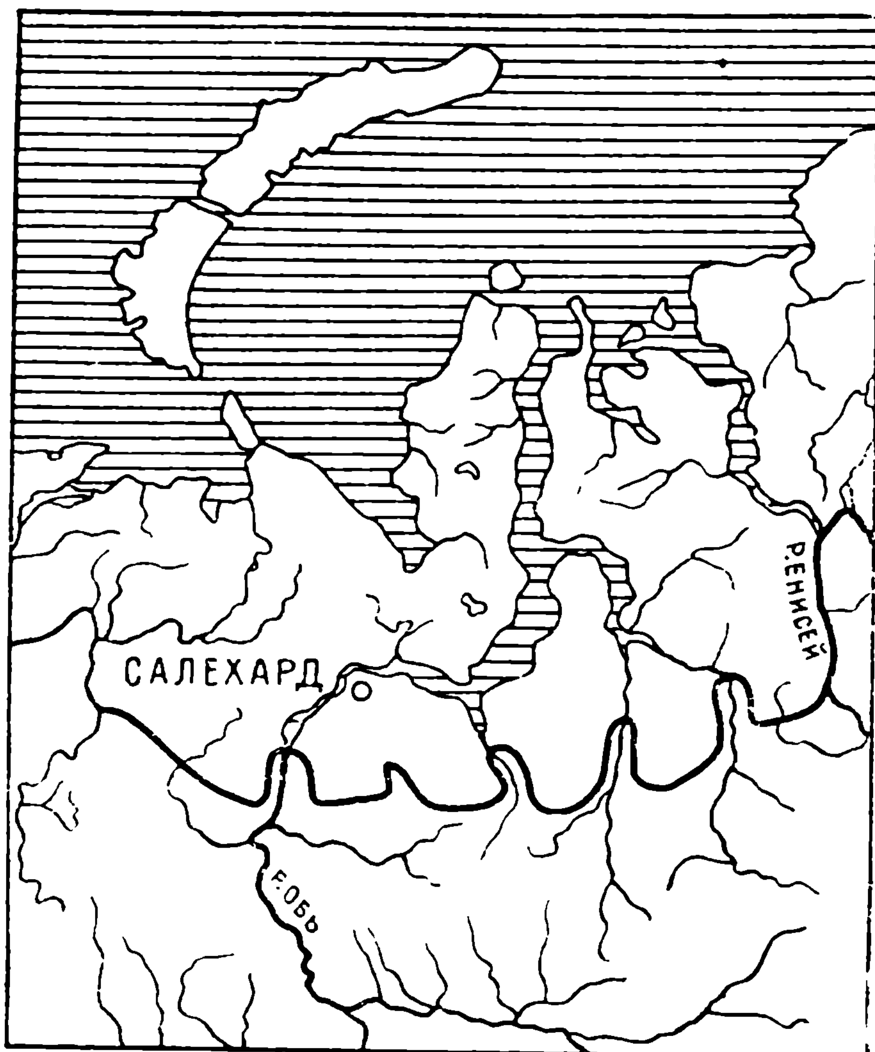


Рис. 16. Северная граница ареала бурундука (*Eutamias sibiricus* Laxm.) в Западной Сибири (по В. И. Телегину)

становится возможным далеко за пределы мест первоначальной инвазии.

В отличие от зональных междуречий, где из одной зоны в другую чаще всего проникают отдельные, более эвритопные зональные виды, по речным долинам в результате их большого природного единства распространяются целые взаимосвязанные биологические комплексы, как это мы видели на примере долин Урала, Оби, Лены и других рек.

Большие реки являются как бы дорогами, по которым главным образом вниз по течению, перемещаются не только местные растения, но и пришельцы, которые легко могут сохраниться на осыпях и галечниках рек вследствие незначительной конкуренции. Из высокогорных областей реки и горные ручьи уносят вниз большое количество растений. Вдоль Прута путешествуют многие редкие растения, например *Carex transilvanica*, *Yuncus rochelianus*, *Sisyrinchium angustifolium* Mill., *Primula acaulis* и *Senecio macrophyllum* M. B. Такую же роль выполняют реки Силь и Изера в Альпах (Шафер, 1956).

Поток воды сносит вниз по течению и животных. В. И. Телегин (1963) наблюдал в августе 1950 г., как большой кусок торфа (5×3 м) отделился от берега р. Демьянки (приток Иртыша) и поплыл вместе с растениями и двумя красными полевками, обитавшими на нем. Через несколько дней этот кусок плыл уже по Иртышу (у с. Демьянского), рядом с ним находились, не удаляясь далеко по открытому пространству воды, откуда-то появившиеся 3 водяные крысы. Полевки тоже были там. Размеры глыбы уменьшились очень незначительно. Этот случай может быть одним из примеров непроизвольного расселения млекопитающих по рекам.

Расселение животных вдоль речных долин усиливается в период разлива. С биогеографической точки зрения половодье — важный фактор, влияющий на характер флоры и фауны заливаемых площадей. Так, по Амазонке лес, периодически заливаемый водой, свободен от эндемиков в отличие от леса, не заливаемого водой. Миссисипи заливает во время половодья полосу шириной 100 км, занося волнами далеко в глубь суши растения стоячих вод. Эти растения в местах, где нет разливов, являются большой редкостью. В Польше, в местах, заливаемых во время половодья, и в старицах Вислы много водяного ореха (*Trapa natans* L.), телореза алоэвидного (*Stratiotes aloides* L.), тогда как в Англии и Голландии первое растение совсем исчезло, а второе сохранилось лишь в одном месте в Англии (Шафер, 1956).

Водяные крысы сносятся полыми водами и льдами до нижнего течения Лены, Енисея (Максимов, 1959б), Урала (Руковский, 1947). В период половодья расселяются бобры (Дьяков, 1959а, б).

С большим разливом 1941 г. из Каспия вверх по Уралу до селения Сарайчик, Баксайского района, дошла нерпа и зазимовала под крутым яром (Руковский, 1947). После высоких разливов в полынной степи встречаются большие стада сайгаков. Их привлекает обилие растительности по низинам после спада воды. В обычные годы сайгаки встречаются здесь редко и небольшими стайками.

С разливами рек Ф. Д. Мордухай-Болтовский (1958) связывает дальность расселения в речных системах некоторых каспийских видов. Дальнее продвижение организмов по рекам автор приурочивает к годам с низким паводком.

Значение разливов в расселении животных хорошо проявляется и в пульсациях их ареалов. Частые колебания границы ареала выдры на отрезке донской поймы между Воронежом и Павловском И. И. Барабаш-Никифоров (1958) объясняет колебаниями водного режима. Большая синица и лазоревка в долине нижнего течения Урала не гнездятся. Н. П. Дубинин (1953) связывает это с периодическим затоплением дупел в годы высоких разливов. Высказанное предположение подтверждается тем, что в 1950 г. при отсутствии разлива в гнездовое время в нижнем течении Урала были встречены одна большая синица и две лазоревки, что свидетельствует о возможности гнездования этих видов в данном районе.

По мере обсыхания поймы популяции таких дуплогнездников, как большая синица, лазоревка, вертишейка, горихвостка и серая мухоловка, спускаются вниз по Уралу и вновь уходят в годы высоких вод. В 1951 г., когда произошло значительное обсыхание поймы, Н. П. Дубинин и Т. А. Торопанова были свидетелями нарастающего наступления группы дуплогнездников, которые стали занимать свободные дупла в пойменном лесу. Скорость движения границы ареала в годы пульсации очень велика. Так, в 1951 г. большая синица и другие птицы продвинулись из районов среднего течения Урала вниз по долине на 100—150 км.

Пульсация ареалов в связи с гидрологическими особенностями года или цикла лет отмечается и у растений.

В годы наводнений условия существования растений на севере поймы Оби становятся особенно суровыми. Длительное половодье, занос наилком, сильно укороченный вегетационный период с малым количеством тепла и солнечных дней (конец половодья падает на осенние дни) создают условия более северных районов. В эти годы каждый из видов на своей северной границе встречается с крайними условиями, часто даже препятствующими существованию вида. У некоторых видов не развивается травостой и сохраняется лишь подземная часть; другие виды погибают совсем и возобновляются в последующие годы семенами. Поэтому в годы длительных разливов растения на своих северных границах не принимают участия в аспектах растительности, а некоторые и в формировании травостоя. Граница их распространения временно сдвигается к югу (Дыдина, 1961).

Из факторов антропогенного свойства, способствующих изменению границы распространения организмов вдоль речных долин, укажем на последствия зарегулирования стока рек.

Как сообщает М. А. Бескровный (1958), условия для обитания остромордой лягушки (*Rana terrestris*) — влажные заливные луга, не пересыхающие до самой осени,— в низовьях Дона встречались ранее от побережья Таганрогского залива до окрестностей Ростова и даже восточнее. В связи с зарегулированием Дона и его главнейших притоков большая часть этих лугов заливается теперь не ежегодно, рано подсыхает и становится непригодной для обитания данного вида. Перемещение восточной границы приазовского ареала остромордой лягушки на запад произошло именно вследствие осушения и распахивания значительной части заливных лугов, на которых она ранее могла обитать.

С изменением водного режима в пойме Дона (вследствие уничтожения древесной растительности по берегам рек) связано, по мнению М. А. Бескровного, и изменение ареала распространения тритона обыкновенного и гребенчатого, квакши обыкновенной.

Бурное расселение насекомых вдоль водных артерий хорошо прослеживается в современное время при образовании каналов и водохранилищ. Ярким примером в этом отношении является быстрое заселение комарами и другим гнусом трассы Каракумского канала. Как сообщает П. А. Петрищева (1965), на многих участках канала и по берегам его водохранилища распространены комары всех родов, свойственных Туркмении, — *Aedes*, *Culex*, *Anopheles*, *Culiseta*. Уже первый пробный сброс паводковых вод Амударьи по Келифскому узбою, проведенный более 40 лет назад, дал возможность предсказать распространение комаров в глубь песчаной пустыни.

Заселение птицами горных речных долин Ф. И. Страутман (1957, 1958) связывает с вырубкой лесов и распашкой дна и склонов речных долин, возникновением населенных пунктов и строительством дорог. В результате этих преобразований ландшафта в горные долины проникают и заселяют их птицы соседних низменностей.

В речных долинах северных склонов гор в Карпатах Ф. И. Страутманом обнаружены недавно появившиеся там колонии дроздов-рябинников и чечевицы. В долинах южных склонов расселились в последние десятилетия проникшие с юга сирийский дятел и кольчатая горлица. По тем и другим долинам отмечены канареечные вьюрки, серые сорокопуты, полевые и домовые воробьи, полевые и хохлатые жаворонки и многие другие виды птиц соседних низменностей.

В одних случаях по речным долинам равнинные птицы незначительно углубляются в горы, заселяя предгорные участки, в других — те же виды глубоко проникают по долинам в горы, выходя на невысокие, лишенные леса перевалы и субальпийские луга. Распространение одних видов по долинам сплошное, других — спорадическое (Маламусов, 1962).

Как результат обезлесивания в пойме Урала значительно отступил к северу ареал рыжей полевки (Верещагин, 1953б).

Некоторые виды, например синантропные грызуны (серая крыса-пасюк, домовая мышь), вдоль речных долин распространяются водным транспортом (Формозов, 1948; Кузякин, 1963; Лаптев, 1958; и др.). В 1955 г. нам пришлось наблюдать путешествующего

на пароходе домового воробья. Появился он на пароходе возле Ханты-Мансийска, а покинул его на одной из пристаней Оби, уже по пути к Сургуту.

Эти примеры вскрывают разнообразные пути и способы расселения видов по речным долинам и их инвазии в новые районы.

Возможности для расселения видов бывают несходными и в разных направлениях речной долины. Так, в дельте Волги (Банников, 1957) основное ядро фауны птиц слагается из южных рыбоядных птиц, для которых дельта является наиболее северным форпостом массового поселения (большая белая и малая белая цапли, колпица, каравайка и др.). Между тем в фауне млекопитающих видна обратная картина. Здесь основное ядро фауны слагается из северных мезофильных видов (обыкновенная полевка, полевая мышь, водяная крыса). Устье Волги для южных влаголюбивых млекопитающих недоступно из-за Каспия и окружающих пустынно-степных пространств. Напротив, пойма Волги — экологическое русло для проникновения с севера мезофильных видов.

При расселении организмов вдоль речных долин в несвойственные им зоны существуют и ограничивающие факторы, к числу которых в пустынной зоне Н. А. Гладков (1936) относит зональный климат.

Подобные ограничивающие факторы существуют и в самих долинах. Доказательством их наличия может служить (Benson и др., 1962) несходное число видов птиц на разных отрезках реки. Так, в южной части долины Лимпопо встречается только 15 видов, а в северной — 32 вида птиц. Авторы приводят аналогичные данные и по другим долинам.

Темп и интенсивность расселения животных и растений вдоль речных долин несходны в разные исторические периоды. Это связано с климатическими (в том числе гидрологическими) циклами. Изменение продолжительности и высоты разливов, что происходит в результате понижения базиса эрозии или общего изменения климата, может усилить или сдержать процесс расселения видов по речным долинам.

Смещение на север ареалов некоторых видов грызунов в районе р. Урала В. А. Фоканов (1954) связывает с опустыниванием не только водораздельных пространств, но и поймы. Это приводит к уменьшению мощности весенних разливов, чем Н. П. Дубинин (1953) объясняет усилившееся в последний период расселение птиц вдоль долины этой реки. Определенный оптимум увлажнения поймы и ее осушения, который возник после уменьшения весенних вод, в значительной мере мог способствовать быстрому расселению некоторых видов птиц по долине среднего и нижнего течения.

Расселение на север по долине Оби ряда видов птиц объясняется потеплением в северном полушарии за последние десятилетия. (Данилов, 1965).

Как показано Н. К. Верещагиным и И. М. Громовым (1952), значение речных долин бассейна Урала в качестве экологических желобов, по которым шло расселение северных форм к югу в засуш-

ливую зону, должно было особенно возрасти в плейстоцене, при регрессиях Каспия, так как дренирующее влияние реки обеспечивало рассолонение речных долин раньше, чем водораздельных пространств.

В плейстоцене в район южного течения Урала проникли с севера лось, благородный олень, бобр, заяц-беляк, полевка-экономка. Остатки благородного оленя наиболее древней группы сохранности встречены в зоне современной пустыни, лося — в области южной части современной полупустыни. Для остатков этих видов полуископаемой сохранности граница лежит лишь немногим севернее. Зато остатки обоих видов совершенно не представлены в числе наиболее молодых групп по возрасту. Столь же далеко на юг проникали заяц-беляк и полевка-экономка, встречающиеся сейчас в пойме значительно севернее. Наиболее южное нахождение остатков бобра, представленных только костями средней категории древности, отмечено лишь в северной части современной полупустыни.

Несовпадение древних и современных границ распространения обнаруживается по долине Урала и для других видов грызунов. Так, наличие остатков тамарисковой песчанки отмечено почти на 100 км севернее современной крайней северной точки встречи этого вида в пойме.

Сравнивая места обнаружения ископаемых остатков и современного распространения полевки-экономки в пойме Урала, Н. К. Верещагин и И. М. Громов (1952) приходят к выводу о более мезофитном характере поймы и большей протяженности ее лесных угодий в верхнем отделе плейстоцена, чем в настоящее время. Остатки этого вида в плейстоцене к югу от современной границы его распространения были найдены также в Крыму и на юге Украины. В коллекции Зоологического института АН СССР хранятся сборы плейстоценового возраста с Нижнего Дона и низовья Северного Донца.

Н. К. Верещагин и И. М. Громов не обнаружили ископаемых остатков кабана ни в составе хазарской фауны Волги, ни в составе мамонтовой фауны Южного Урала. Относительное обилие остатков кабана заметно возрастает в долине Урала по направлению к югу. Известная ныне наиболее северная точка обитания кабана расположена несколько южнее Калмыково. В сентябре 1950 г. здесь на берегу пойменного озерца были встречены следы 5 кабанов.

ЛЕНТОЧНАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛОВ У ОБИТАТЕЛЕЙ РЕЧНЫХ ДОЛИН

Своеобразная экологическая обстановка в речных долинах определяет ленточные ареалы всех видов долинных эндемиков. Среди наземных позвоночных таково распространение выдры, норки, бобра, выхухоли.

Хотя виды-долинники и связаны в своем распространении с узкой полосой речных долин, общий ареал их очень большой. Связь с речными долинами позволила многим видам расселяться в пределах тех зон, междуречья которых вовсе не пригодны для их существования. В качестве примера можно сравнить ареалы родственных видов куньих. Так, норка, выдра имеют исключительно обширный ареал, между тем как у видов, связанных с зональными междуречьями (например, росомаха, барсук), он сравнительно ограничен.

Типичным примером ленточных ареалов служит распространение болотного молочая (рис. 17), пластинчатозубой крысы-незокии (рис. 18).

Некоторые зональные виды со сплошным или кружевным распространением в пределах своей зоны имеют ленточные ареалы в пре-

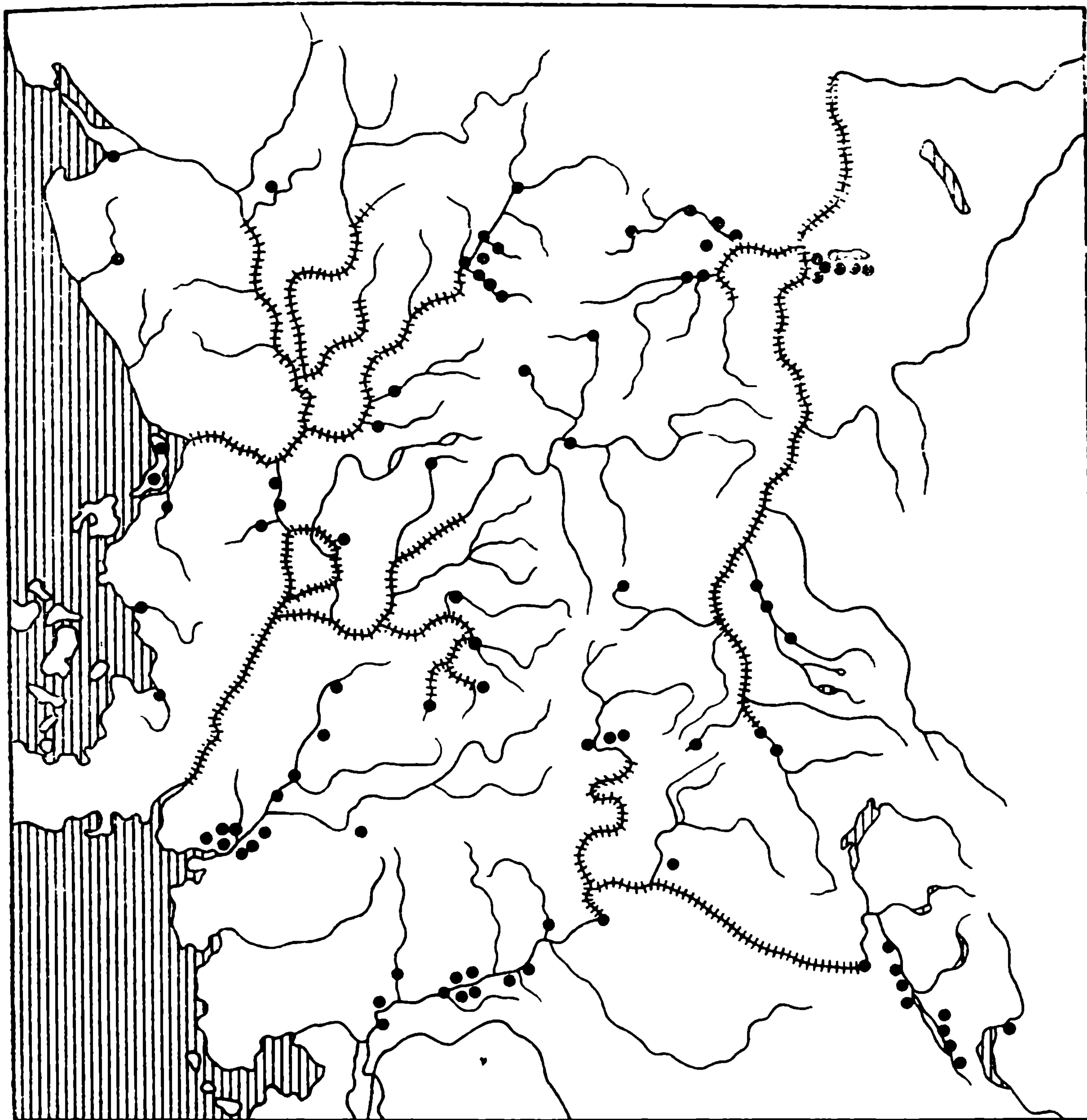


Рис. 17. Распространение болотного молочая (*Euphorbia palustris*) в Средней Европе. Штриховкой показаны участки более частых встреч, точками — места единичных находок (из А. Г. Воронова, 1963).

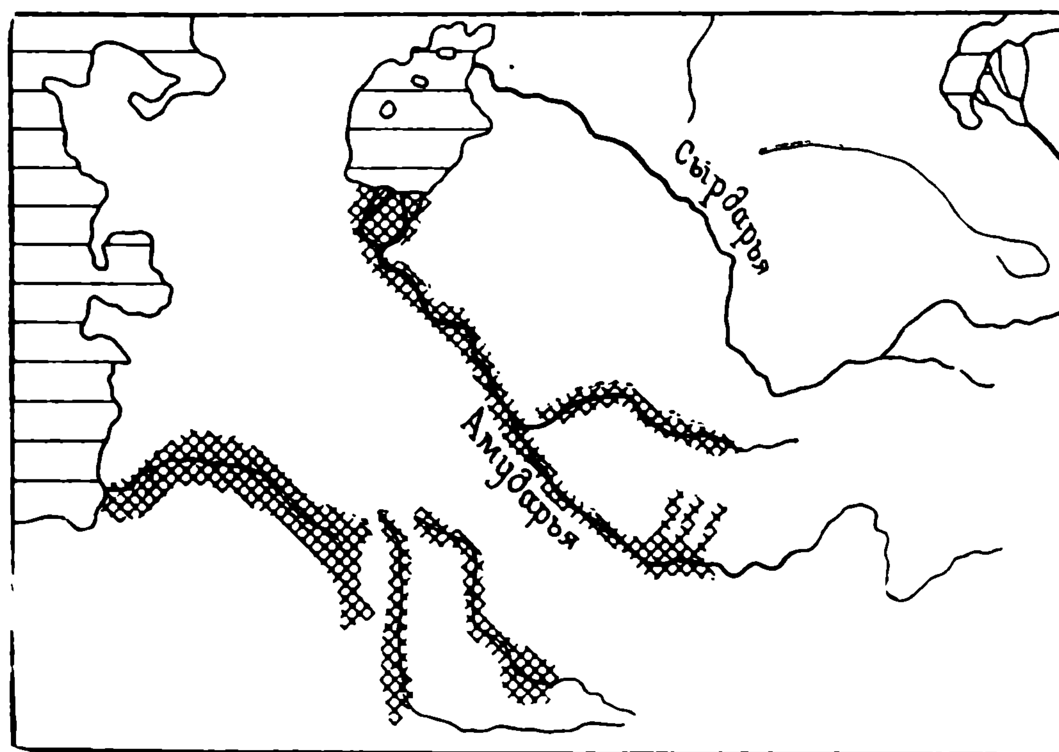


Рис. 18. Распространение земляных крыс (род *Nesokia gray.*) в Средней Азии (по В. Г. Гептнеру, 1936).

делах других, несвойственных им ландшафтных зон. Такие ареалы имеют все виды животных и растений, проникающие в несвойственные им зоны по долинам рек. Типичный пример этого — ареал бурундука на севере Западной Сибири (см. рис. 16).

Смешанные ареалы типичны для некоторых амфибиотических видов. Ленточная структура ареала, связанная с речными долинами, характеризует распространение вида в неблагоприятных условиях северных, горных и южных районов. В других ландшафтных зонах

Зоны и пояса	Основные типы местообитаний	Характер размещения поселений
Тундра и лесотундра	Долинно-речные	Ленточный
Тайга		
Лесостепь	Болотные, озерные, луго-полевые, долинно-речные	Диффузный, ленточный
Степь	Озерные, долинно-речные	Островной, ленточный
Предгорья	Долинно-ручьевые	Ленточный
Горы	Субальпийские луга	

Рис. 19. Ландшафтно-экологическая структура ареала водяной крысы (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири (по А. А. Максимову, 1959).

подобные виды широко распространены и на междуречных водоемах. Характерный пример такого сложного ареала — распространение водяной крысы в Западной Сибири (рис. 19).

Учитывая подобный характер размещения некоторых видов, методически и принципиально было бы неверно при изображении соответствующих ареалов не учитывать его ленточный характер в пределах всей или части площади распространения. В качестве примера сошлемся на работу Н. В. Тупиковой (1959), в которой густота заселенности территории водяной крысой картируется по общей численности заготовок шкурок в районе как административной единице. В результате и те междуречные, например таежные площади административных районов, где водяной крысы нет, подключены Н. В. Тупиковой к участкам

с максимальной в данном районе численностью грызуна. Очаговость же размещения грызуна и связь его, например в Западносибирской тайге, с поймами определенных и нередко довольно ограниченных участков Оби, Иртыша и Конды при подобном методе картирования утрачивается.

Такие языки ареалов по В. Г. Гептнеру (1936) представляют собой достаточно обыкновенное явление как в равнинных, так и в горных районах.

Серовойлочный бодяг (*Cirsium incanum* M. B.) распространен вверх по течению Днепра в виде ленты на сотни километров, а ленточный ареал *Eragiostis suaviolens* Claus. тянется по Днепру от Полесья до Черного моря.

Очень характерны ленточные ареалы для некоторых животных в засушливых областях. Сюда по долинам рек продвигается околоводная и влаголюбивая фауна. У многих видов подобные ареалы связаны в долинах засушливых районов с распространением леса в поймах. Так как залесенная пойма представляет собой узкую полосу, здесь создается ленточное распределение популяций птиц. Движение особей и популяций при расселении видов оказывается ограниченным пространством поймы (Дубинин, 1953).

Указанная смена структуры ареала существует у многих видов при переходе от равнинных районов к горным. В Карпатах из 69 видов воробьиных, ареалы которых берут начало в соседних низменностях и относятся к равнинно-горному типу, 42 вида (60,8%) проникают в горы по речным долинам. В Крымских горах процент птиц, ареал которых связан с речными долинами, еще больше возрастает: из 39 форм воробьиных, населяющих одновременно территорию степного и горного Крыма, 31 форма (80%) связана своим распространением в горы с речными долинами. Следовательно, в равнинно-горной группе долинные типы ареалов (связанные с речными долинами) по количеству являются доминирующими во многих горных системах. Это накладывает определенный отпечаток на фауну гор, подчеркивает ее связь с фауной равнин (Страутман, 1953, 1958, 1961).

Помимо собственно речной долины многие виды распространены вдоль рек по дренированным коренным берегам. По надречным лесам долины Терека, которые представляют собой узкую полосу шириной в один или несколько километров, в пределы совершенно безлесных степей (иногда почти до самого Каспия) распространились типичные кавказские лесные виды — олень, косуля, лесной кот, лесная мышь, лесная соня и некоторые птицы (Гептнер, 1936).

РЕЧНЫЕ ДОЛИНЫ — БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ БАРЬЕРЫ

Значение рек как границ ареалов давно привлекало внимание натуралистов (Гептнер, 1936; Шарлемань, 1958). Согласно Н. В. Шарлеману, первым, с кем связана разработка обсуждаемого здесь вопроса, был М. Вагнер. Он пришел к выводу о большом значении рек как зоогеографических преград, изучая распространение жуков и моллюсков в Алжире. М. Вагнер установил то же явление в нижнем течении Дуная и на реках Малой Азии. Ч. Дарвин, разбирая

вопрос о роли преград в процессе образования «зачаточных видов», среди преград назвал и реки. Позже роль рек как преград подтверждалась многими исследователями. Указывалось, что не только большие, но и малые реки и даже ручьи иногда препятствуют расселению малоподвижных наземных организмов.

Однако реки, особенно их поймы как преграды не имеют универсального значения даже для малоподвижных видов. Значение конкретной поймы как преграды может измениться в результате перемещения русла, тогда значительные участки суши вместе с обитающими на ней организмами оказываются на другой стороне реки. А. А. Бируля (1928) интересно объясняет нахождение среднеазиатского подвида скорпионов *Buthus eupeus thersites* (C. Koch) на правом берегу Волги. Переселение его сюда было возможным только с левого берега Волги. Активное переселение скорпионов через реку невозможно, так как азиатские скорпионы из рода *Buthus* — типичные сухолюбы. Волга и Ахтуба в летнее время являются для них абсолютной преградой. А. А. Бируля объясняет появление скорпиона на правобережье Волги историческим изменением русла в нижнем течении реки.

Недостаточно выяснено значение рек Украины в качестве преград для расселения и формообразования рептилий. Днепр в Киеве и южнее его является восточной границей распространения зеленой ящерицы (*Lacerta viridis* Laur.). Эта же река в своем нижнем течении служит западной границей распространения узорчатого полоза (*Elaphe dione* Pall.). Днестр рассматривается Н. В. Шарлеманом в качестве восточной границы эскулапова полоза (*Elaphe longissima* Laur.) в Европе.

Что же касается амфибий, то сведения о них еще более ограничены. Прыткая лягушка (*Rana dalmatina* Fitz.) найдена А. А. Браунером к западу от Днестра. Кваква (*Hyla arborea* L.) на Нижнем Днепре обитает на правом берегу реки, но ее нег на левом, снова встречается на острове Джарылгач — остатке песчаной арены правого берега древнего Днепра (Шарлемань, 1958).

Крупнейшая европейская жужелица *Procerus gigas* была известна только к югу от Дравы, но, видимо, по мосту перешла реку и распространилась теперь на север в область Граца.

Согласно сводке В. Г. Гептнера (1936), Амазонка — граница распространения обезьян, бабочек и птиц. Значение рек как преград, по мнению В. Г. Гептнера, больше в степных и пустынных областях. По млекопитающим нашей фауны видно, что это значение особенно велико для мелких и маловагильных видов и главным образом для тех, которые в зимнее время, когда реки покрываются льдом, впадают в спячку. Из млекопитающих левого берега Волги на правый берег не переходят пегая землеройка (*Diplomesodon pulchellum* Licht.), эверсманов хомячок (*Cricetulus eversmanni* Brandt.), желтый суслик (*Citellus fulvus* Licht.). В более северных широтах Волга ограничивает распространение на запад рыжеватого суслика (*C. mojor* Pall.)* и сеноставки (*Ochotona pusilla* Pall.). С запада к Волге подходят крапчатый суслик (*C. suslikus* Guld.) и слепыш (*Spalax*

---

* Рыжеватый суслик в 1951 г. (Попов и др., 1954) был найден и на правом берегу Волги, что по мнению авторов объясняется высоким половодьем, смывшем зверьков с прируслового вала левобережья Волги.

microphtalmus Guld.). Днепр является восточной границей распространения европейского суслика (*C. citellus* L.), но крапчатый водится и на правом берегу. Низовья Днепра резко разграничивают области, занятые крапчатым сусликом (правобережье) и серым (*C. pygmaeus* Pall.). Днепром ограничено распространение на запад ушастого ежа (*Hemiechinus auritus* Gmelin), большого тушканчика (*Allactaga jaculus* Pall.) и сурка. На севере распространение тушканчика и частью крапчатого суслика ограничено Окой, на правом берегу которой они местами достаточно обыкновенны. Нижнее течение Терека служит южной границей распространения двух видов песчанок (*Meriones tamariscinus* Pall. и *Pallasiomys meridianus* Pall.), которые южнее не встречаются. Упомянутые реки служат преградой и для некоторых других видов нелетающих животных.

Реки как преграды при расселении серого суслика (*C. pygmaeus*) были специальным объектом исследования известного зоолога П. А. Свириденко (1927). Изучая ареал суслика на Северном Кавказе, он обнаружил, что во многих районах зоогеографической границей этого вида служат реки. Так, в районе нижнего течения Дона до ст. Каргалоской суслики занимают только правый берег. О переплывании сусликами больших рек говорить совершенно не приходится. Зимние переходы из-за спячки также исключаются. Преодоление малых рек сусликами П. А. Свириденко связывает с периодами пересыхания русел, случайными завозами зверьков с караванами торговцев-кочевников и с активным переселением через мосты. Летом 1925 г. П. А. Свириденко наблюдал переход сусликов по мосту на правый берег р. Кумы в Прикумском районе. Перебежав мост, суслики сейчас же приступали к рытью нор. У моста с. Левокумского на правом берегу р. Кумы была уже довольно плотная колония нор, но простиралась она от моста веерообразно лишь километра на три.

В другой работе П. А. Свириденко (1937) описывает расселение горных сусликов в истоках Кубани. Обитая в массе вдоль ее правого берега до Картжуртского моста (Карачай), суслики есть и на левой стороне реки, в небольшой низине возле моста. Это единственное место, где суслики были обнаружены в те годы на левой стороне Кубанского ущелья.

Прослежен процесс заселения малым сусликом небольшой территории, расположенной вдоль русла Дона (Миронов и др., 1952). От возвышенной степи — древней береговой террасы — к Дону тянется цепь возвышенных участков выгонного типа. Все они заселены сусликами, тогда как прилегающая к ним низменная часть, занятая заливными лугами и посевами, от зверьков свободна. Высокий весенний разлив 1948 г. вытеснил сусликов на островные возвышенные участки выгонов, где они и сконцентрировались в большом количестве.

Водные преграды задерживали продвижение сусликов лишь в течение недолгого времени, так как в связи с увеличением посевных площадей и перегонами скота пришлось построить мосты, плотины, запруды, по которым зверьки легко перебираются на противоположный берег (Миронов, 1959).

О р. Урале как преграде в распространении видов писал Д. М. Штейнберг (1954б) и Н. П. Дубинин (1953). Д. М. Штейнберг

считает, что Урал не препятствует продвижению животных с юго-востока. В нашу эпоху, пишет этот автор, нельзя назвать видов позвоночных животных, которые были бы известны на западе или востоке лишь до Урала.

Этот вывод уточняют наблюдения Н. П. Дубинина. По его данным, заметные препятствия для многих видов птиц встречаются в районе, пограничном между средним и нижним течением, где река от широтного течения переходит к меридиональному. Здесь проходит граница распространения малого пестрого дятла, обыкновенной славки, певчего дрозда, дрозда-рябинника, полевого луня, сарыча и др.

М. П. Демяшев и В. Л. Шевченко (1967) зафиксировали передвижение через р. Урал животных в зимний период.

Для животных, не связанных с наземным образом жизни, речные долины даже в период разливов не могут быть серьезным препятствием при расселении и кочевках. Например, белка постоянно кочует через речные долины. Даже широкая пойма Оби не может служить для белки преградой. В 1958 г. мы видели белку в центральной части Обской поймы у с. Коломино. Она избрала для своей перекочевки древесные заросли прируслового вала пойменной речки Кузура (Владимирский, Максимов, Пеньковская, 1963).

Лишь кратковременным сезонным препятствием являются реки для песцов при их дальних миграциях в тундрах (Максимов, 1945а).

А. С. Фетисов (1953), описывая фауну млекопитающих долины р. Уды, в качестве одной из преград для распространения сюда животных с запада считает долину р. Селенги.

Вследствие того, что речные долины представляют собой естественные границы распространения многих видов, в них нередко наблюдается смешение фаун. Это отмечено А. П. Федоренко (1966) для дельты Дуная, которая является границей ареала некоторых западных и восточных видов. Так, только здесь, в пределах УССР, встречается розовый и кудрявый пеликан. В западной румынской части дельты встречаются греческая черепаха и луговая ящерица. Исследуемый район интересен и тем, что в нем есть некоторые западные формы (подвиды) млекопитающих — обыкновенная землеройка, водяная крыса, крапчатый суслик, горный слепыш. В устье Дуная обитают локальные популяции осетра и севрюги, дунайский лосось, дунайская сельдь. Проникли сюда и некоторые восточные виды, например индийская камышевка.

ЗНАЧЕНИЕ РЕЧНЫХ ДОЛИН В ФОРМИРОВАНИИ БИОЦЕНОЗОВ ЗОНАЛЬНЫХ МЕЖДУРЕЧИЙ

Помимо вселения многих форм в биотопы речной долины существует и обратный процесс — выселение организмов из поймы на зональные плакоры. Этот процесс идет менее интенсивно, чем распространение организмов в пойму, на что обратил внимание В. Н. Беклемишев (1956). Благодаря большим площадям климак-

тических и межклимактических сообществ они больше посылают зачатков в пойму, нежели получают от нее. К тому же, поясняет В. Н. Беклемишев, вода переносит зачатки только в направлении от водоразделов к пойме, но не обратно. Путь в обоих направлениях возможен только для зачатков, разносимых ветром и животными и для активно передвигающихся расселительных стадий животных.

Хотя вдоль речных долин многие виды организмов расселяются на широту несвойственных им зон, нельзя не подчеркнуть консерватизм многих таких видов-иммигрантов. В пределах чуждых зон они часто не утрачивают связи с речными долинами, в результате чего и их ареал здесь носит ленточный характер.

Но для других видов, распространяющихся по речным долинам, они служат и плацдармом для последующего расселения по междуречьям. Характерный пример этого—синантропные виды грызунов и птиц, которые, расселяясь по речным долинам (чаще всего с миграцией населения), осваивают затем и междуречья.

Успех заселения междуречий долинными обитателями зависит от наличия там условий, благоприятных для их жизни, от ландшафтных (климатических, биотопических и др.) контрастов между долиной и зональными плакорами. Виды, связанные с прибрежными биотопами, могут заселять междуречья более быстрым темпом. В Западной Сибири речные долины, были, вероятно, первичными при расселении ряда амфибиотических видов по междуречьям (например, водяная крыса), поскольку формирование современных ландшафтов на междуречьях проходило в более поздние эпохи.

На разных широтных отрезках роль речных долин в пополнении междуречных биоценозов не сходна. Так, в пустынной зоне (Гладков, 1936) условия существования в пойме Амударьи столь резко отличаются от окружающей пустыни, что большинство видов птиц не может распространиться за пределы поймы.

В некоторых районах, особенно на юге и на севере, существует поэтому четкая территориальная дифференциация зональных и азональных ценозов. Это подчеркивает И. К. Лопатин (1953) при эколого-географическом анализе энтомофауны степной зоны УССР. Типично степные элементы фауны («указатели степи») характерны большей частью для плакорных условий обитания, т. е. для степных участков с малоразвитым рельефом. В таких условиях почти не встречаются представители мезофильных, а тем более гигрофильных видов, приуроченных в степи к долинам рек и к балкам.

Те или иные экологические преграды между зональным и пойменным ландшафтами и их несходство в разных зонах, а также и в одной зоне в отношении разных материковых берегов, могут обусловливать и разные возможности для взаимного проникновения видов из долин на междуречья и обратно.

В качестве примера приведем данные П. А. Петрова (1963) в отношении вероятных путей генезиса фауны млекопитающих Волго-Ахтубинской поймы. Сравнительный анализ фауны млекопитающих Волго-Ахтубинской поймы,

правобережной полупустыни и юго-западной части Волжско-Уральских песков говорит о большом сходстве в составе фауны млекопитающих правобережной полупустыни и юго-западной части Волжско-Уральских песков (86,6% общих видов млекопитающих), что П. А. Петров истолковывает сходством условий существования животных в этих районах. Волго-Ахтубинская пойма значительно отличается по составу фауны млекопитающих как от правобережной полупустыни (43,6% общих видов), так и от юго-западной части Волжско-Уральских песков (47,5% общих видов). В формировании ее значительную роль играли и продолжают играть полупустынные и пустынные элементы левобережья Волги. Обмен млекопитающими между Волго-Ахтубинской поймой и Волжско-Уральскими песками, возникающий в силу пересыхания реки Ахтубы, в некоторые годы выражен сильнее, чем обмен с правобережной пустыней.

Хозяйственное преобразование междуречных территорий, например постройка каналов, лесонасаждение и т. д., может благоприятствовать расселению пойменных обитателей за пределы долин. Так, фауна птиц пойменного леса (Дубинин, 1953) нижнего течения Урала служит источником заселения лесокультур на плакорных территориях. Этому процессу могут способствовать периодические разливы, когда обычные места гнездования в пойме оказываются долго скрытыми под водой (Спангенберг, 1949; Виноградов, 1952).

Речные долины пополняют и флористический состав междуречий. Известно значение поймы Урала в формировании растительности ближайших степей. В местах контакта со степями, на пологих берегах, по лощинам, впадающим в пойму, некоторые луговые растения выходят из ~~долины реки и, возможно,~~ проникают в ближайшие степные западины, обогащая их представителями мезофильного разнотравья (Иванов, 1953). Существует возможность проникновения леса непосредственно в прерию по защищенным от сухих ветров местообитаниям, поймам и оврагам (Weaver, 1960).

Эти примеры (см. также гл. 3) вскрывают значение речных долин в формировании биоценозов зональных междуречий. Однако необходимо подчеркнуть большую динамичность такого процесса. Касаясь собственных наблюдений, сошлемся на роль речных долин в формировании фаунистических комплексов тундры (Максимов, 1947б). Анализ экологических и морфологических особенностей позвоночных животных, входящих в биоценоз тундры, позволил выделить здесь два комплекса животных: автохтонов тундры и сравнительно недавних иммигрантов с юга. Каждый вид этих комплексов имеет антиподы: песец — лисица, полярная сова — мохноногий канюк (зимняк), лемминг—полевка-экономка и др. Между этими видами существуют сложные экологические связи, более подробно нами рассмотренные на примере белой совы и канюка (Максимов, 1947в, 1959а).

Виды-иммигранты, вселившись в тундру по долинам рек, остаются здесь тесно связанными с долинными ценозами. Общая их численность в экстремальных условиях севера низкая, а динамика численности устойчивая. В годы с массовым размножением лемминга виды-долинники широко заселяют междуречья, но после спада вспышки они снова втягиваются в свой исходный тип местообитания — речные долины.

ПОЛОВОДЬЯ И ПАВОДКИ КАК ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ФАКТОР В ПОЙМАХ РЕК

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Проблема эволюции биоценозов и их компонентов в речных долинах тесно связана с происхождением и формированием пойменного ландшафта, и в такой общей постановке она изучается в нескольких направлениях.

1. Анализируются пути становления фауны и флоры речных долин в связи с историей формирования речных долин как морфологических элементов поверхности суши. Это направление биологических исследований тесно связано с геологией, геоморфологией и палеонтологией, вскрывающими пути происхождения древних и современных долин, их возраст, морфологию, размещение по территории, генетическую классификацию и др. (Докучаев, 1949б; Крайнер, 1958, 1960; Даниловский, 1932; Северцов, 1950; Борзов, 1913; Личков, 1931а, б; Воскресенский, 1947; и др.).

В частности, П. И. Жуков (1966), анализируя историю гидрографической сети Белоруссии, пришел к заключению, что формирование основной части ихтиофауны рек восточной части Балтийского моря в раннее послеледниковое время проходило за счет пришельцев из бассейна Днепра. Путь захода их лежал через образовавшиеся в верховьях Немана и Западной Двины огромные ледниковые озера, излишки вод которых стекали в сторону Днепра и Балтики.

Речные долины, особенно в последний период, стали привлекать к себе большое внимание палеозоологов, восстанавливающих историю происхождения и формирования фауны. Исследования этого направления дают ценный материал о генезисе фауны долин и зональных территорий (Верещагин, 1953б; Верещагин, Громов, 1952).

В работах геоботанического профиля описываются реликтовые фитоценозы речных долин, существование которых связывается с историей долинного ландшафта и бывшего здесь климата. Так, А. С. Родионова (1959) при исследовании луговой растительности в пойме р. Оредеж (Ленинградская область) обнаружила здесь лугостепные элементы, которые она считает реликтами ксеротермического периода в истории флоры данной поймы. Исследуются степные реликтовые фитоценозы в пойме р. Белой (Миркин, 1963; Зарубин, 1966; и др.).

Тесно связаны с генезисом долинных биоценозов и пути формирования водораздельных ценозов.

2. Исследуются пути формирования и преобразования биоценозов в связи с перестройкой ландшафта речной долины, идущей непрерывно под воздействием эрозионных, аккумулятивных, антропогенных и других процессов (Вильямс, 1919; Плюснин, 1947; Барановская, 1937; Шанцер, 1950, 1951; Шраг, 1953; Ласточкин, 1945; Раменский, 1938; Зверева, 1948; Останин, 1961; Иоганзен, 1963; Роднянская, 1961).

Справедливо подчеркивается большая изменчивость этих процессов. Пойма непрерывно строится и непрерывно разрушается, а это ведет к преобразованию или к смене пойменных биоценозов.

Одна из ранних поймоведческих работ А. П. Шенникова (1914) была посвящена происхождению и смене растительных формаций пойменного аллювиального луга и пойменного леса на вновь образующихся речных аллювиях. Интересные сведения содержатся и в других трудах (Шенников, 1919; Крашенинников, 1922; Спиридонов, 1926; Еленевский, 1928; Бронзов, 1929а; Фурсаев, 1940; Марков, 1955б; Горбунова, 1961; Паутов, 1964; Шилов, 1969; Everitt, 1968; Weaver, 1960).

В. И. Жадиным (1950) прослежен генезис фауны пойменных водоемов в направлении от реки к болоту, который идет по линии увеличивающейся роли водно-воздушной фауны, экологически приспособленной к жизни в стоячих водоемах. Такое положение хорошо подтверждается примерами из тех групп фауны, представители которых в пределах группы отличаются по способу дыхания. К ним прежде всего принадлежат моллюски. В долине Алатыря, которую В. И. Жадин берет в качестве примера зернистой поймы, в реке моллюски почти на 100% были представлены жаберными видами, в пойменном пруду их было всего 44, а в болоте 25%.

Генетическая связь водных и наземных местообитаний в речной пойме подчеркивается в работах Б. Г. Иоганзена (1963 и др.) и прослеживается им в следующем ряду: русло — протока — залив (затон, курья) — озеро — болото — луг — кустарник—лес —культурные участки*.

Сукцессии пойменного биоценоза в зависимости от хода развития и степени зрелости рельефа поймы с общетеоретических позиций были рассмотрены В. Н. Беклемишевым (1956). Автор показал, что развитие речных долин и лежащие в его основе процессы эрозии играют громадную роль в жизни климактического комплекса: чем интенсивней разлив, тем моложе средний сукцессионный возраст покрывающих долину сообществ. С появлением речных долин

* На повышенных морфологических элементах поймы, представленных чаще всего гривами, можно проследить разные стадии формирования и отмирания прирусловых валов. Генетический ряд включает: первичные стадии формирования прируслового вала; его последующее зарастание травой, кустами и деревьями; различные этапы сельскохозяйственного освоения (пастбища, сенокосные гривы, посевы).

начинается размыв, обновление покрова, и молодые речные долины становятся ареной, где разыгрываются ранние фазы сукцессии. На заключительных стадиях каждого данного цикла развития рельефа долины становятся последним убежищем климактических сообществ. К концу цикла эрозии климакс перемещается с водоразделов в долины.

В. Н. Беклемишев подробно рассматривает эти сукцессии биоценозов в условиях зрелой эрозионной равнины. Пойма перестраивается, проходя различные стадии развития. Процесс перестройки изменяет экологические условия на отдельных ее участках, вызывая тем самым экзогенно обусловленное изменение сообществ.

Требуют упоминания сукцессии биоценозов в связи с преобразованием пойменных ландшафтов под влиянием антропогенных факторов: строительства водохранилищ, гидростанций, рубок леса, выпаса скота и др. Так, в фауне птиц нижнего течения Урала за последние 40—50 лет (Дубинин, 1953) произошли серьезные изменения. Преобразование фауны состояло в обогащении ее новыми элементами и в расширении ареала многих видов. Виды, покинувшие изученный район, составили 3,8, а виды, появившиеся заново или расширившие свой ареал, — 44,2%. В настоящее время мы имеем дело в известной мере с новой фауной птиц сравнительно с той, которую изучали предшествующие исследователи.

На Волге в связи с затоплением происходит активное внедрение в растительный покров адвентивных растений, которые здесь образуют новые ассоциации (Котов, 1968). Уместно также напомнить дискуссию о первичности или вторичности пойменных лугов (Алехин, 1925 и др.; Еленевский, 1936а; Шенников, 1941; Шраг, 1953; Жудова, 1962; Кожевников, 1951; Говорухин, 1955; Щанцер, 1951; и др.).

3. Ведется анализ экологических факторов, существующих в речной долине и способствующих элиминирующему отбору и видообразованию пойменных организмов (Передельский, 1948; Грушевицкий, 1947; и др.).

Влиянию разливов как специфическому фактору в речных поймах, превращающему последние в арену интенсивно протекающих процессов, элиминации и адаптивной стороне этого влияния на эволюцию пойменных обитателей уделяется в настоящей главе основное внимание.

АДАПТИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ЖИВОТНЫХ В РЕЧНЫХ ПОЙМАХ

Элиминирующее значение разливов. Разливы изменяют весь облик поймы. Даже небольшие речки, тихие и спокойные в обычное время, превращаются весной в бурные потоки, вода выходит из берегов и покрывает обширную низину.

Продолжительность разливов бывает нередко очень большой. В среднем течении Оби, например в Колпашевской пойме (Томская область), за 1936—

1967 гг. низинные участки поймы заливались полыми водами ежегодно. Продолжительность разлива в низинах поймы, по средним многолетним данным, равнялась 53,8 дня. За этот почти 30-летний период было лишь 9 сезонов, когда при весеннем разливе полые воды не выходили на пойменные гривы. Средняя многолетняя продолжительность заливания грив равна 17,3 дня. В 1937, 1941, 1947 и 1966 гг. разливы были настолько высокими, что заливалась вся пойма, кроме постоянно незаливаемых высоких участков. В 1937 г. высокий разлив держался 21 день, а в 1941 г.— 28 дней при средней многолетней продолжительности, равной двум дням (Максимов, 1963; Максимов, Николаев, 1963; Максимов, Мерзлякова, 1972).

В последовательности разливов в пойме определенной цикличности нет (Зайков, 1954). Е. Н. Григорьева (1956а, б), говоря об отсутствии периодичности высоких разливов, пишет, что за столетие (1851—1951 гг.) на Иртыше у Тобольска зарегистрировано 16 подъемов воды на высоту более 8 м. Подмечается характерная особенность в распределении высоких разливов, заключающаяся в том, что подъем воды на высоту более 8 м нередко повторяется несколько лет подряд (2—3—4) и вслед примыкают годы с уровнем выше 7 м, так что образуются довольно продолжительные циклы многоводья. В 1851—1950 гг. наблюдалось шесть таких циклов продолжительностью 3—5 лет. За столетие были отдельные годы и три двухлетних цикла, когда уровень превышал 7 м (в один из двухлетних циклов 1908—1909 гг. уровень превышал 8 м).

Отсутствие определенной цикличности разливов, их длительность, разные сроки выхода полых вод на пойму и внезапность водополий ставит пойменных обитателей в бедственное положение.

От высоты и продолжительности разлива, от состояния погоды, рельефа поймы, наличия в ней деревьев и кустарников зависит возможность животных спастись при половодье. Специально изучавший роль весеннего разлива в экологии млекопитающих Л. П. Бородин (1951) считает, что основные причины их смертности — избыток и подъем воды в первой фазе разлива, а в дальнейшем — недостаток пищи и деятельность хищников. Автор связывает интенсивность гибели животных с высотой и стремительностью половодья и размерами животных. Крупные животные гибнут меньше, чем мелкие (Туров, 1958а; Гуляева, 1962).

К большой гибели зверей и птиц приводят в пойме многократно повторяющиеся за один сезон разливы. Именно такая картина в результате разновременного таяния снега на равнине и в горах наблюдается в верхнем течении Оби. Общая продолжительность нахождения под водой отдельных грив и низин была равна в 1958 г. в Каменско-Сузунской пойме Оби 120 суткам. Покос начался лишь в конце августа. При первом подъеме воды в конце апреля в пойме, по наблюдениям И. Н. Глотова, отмечались плавающие зайцы-беляки и косули, большая часть которых затем погибла. Зайцев-беляков в течение всего лета и до октября в пойме не было. Очень сильно пострадали мелкие грызуны и насекомоядные.

К видам, особенно плохо приспособленным переносить весенний разлив рек, относятся з а й ц ы, не имеющие жировой смазки пуха. Мех их быстро намокает и зверьки при низких температурах весенней воды в массе погибают. После высоких разливов пойма на некоторое время очищается от зайцев. Новое заселение происходит главным образом в зимнее время, когда зайцев привлекает в пойме наличие их излюбленного корма — тальников.

Разные виды зайцев переносят разливы неодинаково. Русак плавает хуже беляка и менее охотно идет в воду и, видимо, чаще гибнет в половодье (Попов и др., 1954). Беляк, кроме того, связан с лесными угодьями и в пойменных лесах имеет возможность спасаться на участках незатопленной суши, на поленницах, поваленных стволах деревьев и т. д. Русак же, живущий в открытой пойме, во время половодья вынужден спасаться на островах, на кучах мусора и остожьях. Значительная часть их сразу же гибнет при подъеме воды (Туров, 1958а).

Особенно много гибнет при разливах мышевидных грызунов и насекомоядных (Формозов, 1947; Наумов, 1948; Кондрашкин, 1948; Исаков, 1949а; Адольф, 1951; Шилов, 1954; Романов, Едыкина, 1955; Романов, 1957а, б, в; Руковский, 1947, Гуляева, 1962; и др.).

Вначале, когда полые воды еще неравномерно покрывают различные участки пойменного рельефа, зверькам удается спасаться. В зависимости от уровня затопления наблюдаются особенности в размещении мышевидных грызунов (Никитина, Картушин, 1958).

Большая роль в уничтожении мелких зверьков при разливах принадлежит пернатым, особенно воронам и сорокам. На пятне снега в 20—30 $м^2$ у края разлива Оки 13 апреля 1954 г. одновременно держалось 17 ворон, 2 сороки и 6 журавлей, хватавших зверьков, которые то и дело выскакивали из-под подмываемого водой снега. В период подъема воды численность ворон в этой пойме возросла в 3—5 раз (Зыков, Карташев, 1960).

Неблагоприятное влияние разливов на животных особенно резко проявляется в нижнем течении реки. В дельте Дона (Яковлев, 1955) мелкие грызуны при больших разливах гибнут почти полностью. После высоких весенних половодий значительные территории остаются в течение продолжительного времени незаселенными мелкими грызунами. Подобно весенним половодьям действуют здесь и низовки (нагон воды ветром). Однако из-за кратковременности и территориальной ограниченности низовок влияние их на животных не столь губительно.

В дельте Волги период половодья захватывает конец апреля, май и июнь. В это время животные уже приступают к размножению и поэтому при разливах гибнет много выводков (Формозов, 1947; Кондрашкин, 1948). Даже при разливе средней высоты молодые водяные крысы среди добытых составляли здесь лишь 17,3%, несмотря на довольно высокий процент размножавшихся самок. Наиболее вероятное объяснение этого — гибель молодняка от затопления (Шилов, 1954).

К видам, плохо приспособленным к разливам, относятся животные, ведущие подземный образ жизни: крот, цокор и др. В пойме Оби нам удалось лишь один раз добыть крота (в 1953 г.), когда разлив был низким и кратковременным (Максимов, 1959г).

Более обычен крот в небольших поймах рек средней полосы европейской части СССР, где он встречается по заливным лугам.

10*

В этих поймах для крота оказываются благоприятными сравнительно высокая влажность почвы, богатство почвенной фауны (дождевые черви и др.), небольшая ширина поймы, дающая возможность уходить из зоны затопления, а также краткость периода половодья (Туров, 1958а).

В пойме Камы и Волги (Попов и др., 1954) крот встречается по незаливаемым участкам прируслового вала и лесным гривам центральной и притеррасной поймы, т. е. там, где отмечается обилие червей. В период больших разливов крот с затопляемых грив, видимо, уплывает на высокие участки. Эти авторы сообщают о случае, когда крот переплывал протоку шириной более 30 м. В июле же на гривах, полностью затопленных весной, авторы вновь находили кротов. Ближайший сухой участок располагался в 200—250 м. Затоплявшиеся весной притеррасные гривы заселяются, видимо, во второй половине лета, в момент расселения и более интенсивно в засушливые годы.

Прослеживая в пойме размещение крота, В. А. Попов с сотрудниками установил, что этот вид связан с участками, где влажность почвы выше 15 и ниже 25%. Это в значительной степени определяет стациальное размещение крота и его вертикальные миграции в пойме. Осенью, во время избыточной увлажненности низин, крот поднимается на гривы, а в период засухи уходит в заросли тростников.

В пойме р. Мологи (Рыбинское водохранилище), когда вода проникала в норы кротов, зверьки некоторое время продолжали рыть свои ходы, пытаясь таким образом уйти из затопленной зоны (Исаков, 1949а). Однако когда вода прибывала быстрее, чем двигалась их подземная работа, кроты появлялись наружу и уходили вплавь до уреза воды, где сразу же вновь закапывались в землю.

Интенсивные подземные перемещения кротов наблюдались и в затопляемых районах поймы Тиссы (Kolosvary, Hommonnay, 1968).

Кротов довольно много по окраинам надпойменных террас рек Оки и Пры (Бородина, 1960а). Отсюда они после половодья проникают в поймы рек. Крот встречается также в пойменном районе Приокского заповедника. В годы низких разливов, когда количество незаливаемых участков увеличивается, он расширяет свой ареал в пойме. Насколько далеко может проникнуть крот в глубь поймы, можно судить по количеству свежих его переходов на дорогах, пересекающих пойменные леса. В июле 1955 г. М. Н. Бородина наблюдала переходы крота на лесной дороге в 200 м от ближайшей небольшой гривы.

Сравнительно хорошо приспособлена к жизни в пойме д о м о в а я   м ы ш ь. Г. В. Романов (1957а) по данным, относящимся к дельте Волги, пишет, что преобладание домовой мыши в годы высокого разлива и понижение в это же время численности полевой мыши и особенно обыкновенной полевки, по-видимому, объясняется тем, что домовая мышь — вид, более приспособленный к условиям паводка.

Об обитании домовой мыши в пойменных лесах и лугах долины Урала сообщает В. А. Фоканов (1954). Наиболее характерными

местообитаниями этого вида в местной пойме являются сухие прибрежные гривы, поросшие ивами с тростником. В нижнем ярусе этих стаций домовая мышь обитает вместе с лесной мышью. Там, где заросли тростника редки или отсутствуют среди ивовых насаждений, домовая мышь поселяется в меньшем числе. Ее норы и ходы с гнездами располагаются неглубоко в земле, под слоем подстилки из сухого тростника и опавших листьев.

Весьма часто встречается в речных поймах, вне населенных пунктов, серая амбарная крыса-пасюк. Как пишет Г. А. Кондрашкин (1949), в условиях дельты Волги, по высоким берегам пойменных водоемов с зарослями тальников и ветлы пасюки обитают круглый год. Они прекрасно плавают и ныряют. Период разлива крысы переживают в дуплах деревьев, где в это время и размножаются. Временно, до очередного разлива, грызуны живут также и в пониженной центральной пойме. Питаются пасюки в дельте животной пищей — грызунами, птенцами, двустворчатыми моллюсками, мелкими рыбами и насекомыми. Локальными популяциями пасюк обитает в пойме Средней Волги (Попов и др., 1954). Далее 500—800 м от жилья человека пасюков ни разу не добывали. На зиму грызуны переселяются, видимо, в населенные пункты. В пойме Оби (Колыванский район, Новосибирской области) единичные экземпляры пасюка были отловлены нами в 1953 г. (Максимов, 1959 г).

Виды, неспособные переносить длительные разливы (в частности многочисленные представители засушливой степной зоны — суслики, тушканчики и др.), вовсе отсеиваются из пойменных биоценозов, заселяя поймы лишь в редких случаях — в сухие годы или после мелиорации.

В долине Урала наблюдается иная картина — желтый суслик и гребенщиковая песчанка здесь широко распространены и особенно многочисленны, а их поселения наиболее устойчивы. Довольно высока также численность слепушонки. Полуденной песчанки вылавливается почти в 10 раз меньше, чем гребенщиковой. Все эти грызуны обитают главным образом в центральной и на террасах высокой поймы. В полосе низкой, регулярно заливаемой прирусловой поймы — на песчаных косах, в зарослях ивняка и в заливаемом лесу с пырейным покровом — зверьков мало. Суслик преобладает на высокой пойме и надпойменных террасах (Ротшильд и др., 1969). Повсеместно в пойме Урала (от Мергенева и до Каспийского побережья) встречается также тамарисковая песчанка (Фоканов, 1954).

Ондатра мало приспособлена к высоким и длительным разливам и во множестве при этом гибнет. С разливами была связана неудача интродукции ондатры на отдельных участках Обской поймы (Юдин, 1957). Неблагоприятное влияние весенних разливов на популяцию ондатры отмечается и на других реках. В плавнях Нижнего Днепра, Днестра и Дуная, хотя и считающихся лучшими ондатровыми угодьями Украины, дающих более 50% пушных заготовок (Самош, 1962), ежегодно из-за частых паводков отмечается высокий процент холостых самок (в дельте Днепра в среднем, по дан-

ным А. И. Гизенко (1966), размножается лишь около 58% самок). Причина частых паводков здесь — постоянное колебание уровня воды, вызываемое нагонными ветрами с моря и периодическим сбросом воды из Каховского водохранилища. Увеличивая продолжительность и высоту паводков, неблагоприятно влияет плотина Иркутской ГЭС на популяцию ондатры в дельте Селенги (Швецов, 1964).

Поймы рек на Дальнем Востоке являются излюбленными местами обитания енотовидной собаки. Это же отмечается и для пойм рек Татарии, где угодья (Попов, 1953) вполне удовлетворяют требованиям обитания енотовидной собаки. Из 21 лежки этих зверей, встреченных летом 1950 г., 85,7% находилось в пойме. Пойма — наиболее кормный биотоп енотовидной собаки.

На возвышенных гривах и по склонам сухих старых русел селится в поймах некоторых рек в период разлива барсук, а также волк (Фоканов, 1954). В открытой полынной степи в 20 км от поймы барсук встречен в период разлива (Руковский, 1947). Видимо, редко встречающийся в этих местах барсук попал сюда в период разлива и задержался, найдя обильную пищу. В среднем течении Оки он не обитает. Это вызвано тем, что широкая и низкая пойма Оки затапливается в половодье более чем на 80%. Крупных сухих грив, пригодных для обитания зимоспящих видов, остается очень мало. Большая протяженность поймы и отдаленность грив от коренного берега препятствуют проникновению этого вида в пойму после разлива (Туров, 1958а).

По-разному приспосабливаются к жизни в пойме птицы. Высота весеннего паводка в дельте Волги колеблется в пределах 0,75—4,24 м. При уровне в 315 см (Астраханский водомерный пост) вода покрывает всю площадь дельты, за исключением Бэровских бугров, высоких прирусловых грив и других возвышенностей. Такой подъем воды катастрофичен для дельтовой популяции фазана.

Вначале птицы концентрируются на оставшихся небольших участках суши. Здесь их в большом количестве уничтожают хищники, а иногда и человек. С дальнейшим подъемом воды фазаны вытесняются на деревья и начинают страдать от бескормицы. При высоте половодья в 350 см гибнет основное стадо производителей. Подобные разливы повторяются в среднем через 7—8 лет. Наиболее же обычны в дельте разливы с уровнем 220—300 см. Такие половодья влияют на прирост популяции, затопляя не менее 80% гнезд фазана (Шатас, 1963).

Для других видов птиц (например, лебедя-шипуна) большее значение имеют в дельте Волги не весенние разливы, а сгонно-нагонные ветры, которые со значительной силой дуют часто в течение нескольких дней и размывают открыто расположенные гнезда.

Наиболее губительны они бывают именно в гнездовой период, когда в культурной зоне и авандельте растительность еще сухая, заросли ежеголовки и других водных растений находятся под водой, рогоз повален льдом и ветром. Многие гнезда шипуна находятся на небольших рогозовых и тростниковых островках, расположенных среди открытого водного пространства авандельты. Часто на постройку гнезда уходят почти все заросли островка. В результате

гнездо оказывается совершенно открытым и сильно подвержено воздействию волн. По той же причине заросли более крупных островков, на которых расположено несколько гнезд рядом, становятся разреженными и волнение достигает середины таких островков. Гнездо, наполовину разбитое волнами, тонет под тяжестью насиживающей птицы. Насколько это явление распространено, говорит тот факт, что ежегодно у берегов рыбаки находят значительное количество выброшенных волнами насиженных яиц лебедей. В меньшей степени подвержены воздействию волн гнезда, расположенные в култуках и заливах островов. В 1961 г. от сильных и продолжительных нагонных ветров погибло 5, в 1962 г.— 3,2% гнезд (Кривоносов, 1963а).

При обилии и разнообразии видов уток в речных поймах не все из них предпочитают пойму для гнездования. Причины, определяющие выбор разными видами уток водоемов того или иного типа, в поймах Мологи и Шексны изучали Ю. А. Исаков и М. П. Распопов (1949).

Ниже мы приводим их данные:

	Количество обнаруженных гнезд, шт.	%
Чирки-свистунки		
Лесные ручьи	17	51,5
Озера:		
крупные с лесом по берегам	9	27,3
мелкие в ольховых зарослях	3	9,1
водораздельные	1	3
Болота притеррасной части поймы	3	9,1
Всего	33	100
Шилохвости		
Мелкие речки с медленным течением	3	20,0
Озерины в луговой пойме	4	26,6
Озера:		
мелководные в открытой пойме	6	40,0
хорошо дренируемые на водоразделе	2	13,4
Всего	15	100
Кряквы		
Лесные ручьи	3	5
Озера:		
крупные с лесом по берегам	15	25,4
крупные в луговой пойме	4	6,8
мелкие в открытой пойме	20	33,9
мелкие в ольховых зарослях	9	15,3
водораздельные	2	3,4
Мелкие речки с медленным течением	6	10,2
Всего	59	100

Исследования Ю. А. Исакова и М. П. Распопова показывают, что гнезда чирков-свистунков чаще всего встречаются у небольших ручейков, протекающих по узким лесным долинам, шилохвости гнездятся преимущественно на небольших озерах широкой и открытой поймы. Излюбленные места гнездовья этих уток — заболоченные

берега пойменных озер и речек, где среди высоких осоковых кочек они и устраивают свои гнезда.

Наименее требовательны в отношении выбора мест для гнездовья кряквы. Их можно встретить как по соседству с чирком-свистунком, так и с видами, предпочитающими открытую пойму. Однако предпочтение они отдают более открытым водоемам. Поскольку большинство гнезд строится в то время, когда значительная часть поймы находится под водой, то и располагаются они обычно по периферии поймы, в ее притеррасной части и на наиболее высоких гривах.

На больших и глубоких озерах-старицах без леса по берегам в гнездовой период изредка можно встретить лишь крякв и хохлатых чернетей. Еще реже в это время встречаются утки на больших реках.

На мелких и быстрых речках, протекающих по лесу, можно встретить выводки крохалей. Речки с медленным течением и густо заросшие водной растительностью имеют для уток почти то же значение, что и небольшие озера поймы, по которой они протекают. Временные лужи во время гнездования почти полностью пересыхают. Наконец, водораздельные озера древней поймы, по данным Ю. А. Исакова и М. П. Распопова, заселяются утками крайне редко и притом только в тех местах, в которых проводится искусственная или естественная мелиорация.

Из отряда куликов лишь несколько видов предпочитает селиться собственно в пойме. Так, в пойме Оби летом обычны и многочисленны лишь дупели и бекасы. По речкам, протекающим в пойме, имеющим песчаные или травянистые отмели, многочисленны перевозчики и реже встречаются кулики-черныши. Остальные виды куликов бывают в пойме еще реже, в основном на пролете (например, турухтаны весной). Некоторые кулики живут не в пойме, а на песчаных отмелях основного русла реки и на островах (малые зуйки, кулики-сороки и др.). Осенью в пойму с коренного берега прилетают на кормежку выводки кроншнепов.

Весьма обычен в речных долинах чибис, но обитание его здесь из-за разливов очень несходно в разные годы. В 1958 г. при большом и длительном разливе в Барнаульской долине Оби мы наблюдали большие стаи чибисов, лишившихся мест обитания. В 1958 г. чибисы вовсе отсутствовали в течение всего лета в Коломинской пойме, между тем в 1967 и в 1968 гг., когда разливов не было, они там гнездились. В 1969 г., когда разлив был очень продолжижительный и высокий, чибисов в Коломинской пойме снова не стало. Отдельные особи появились лишь в конце августа и в начале сентября, очевидно, на пролете. В 1970 г. чибис вновь был здесь обычной птицей. Предполагают, что имеются две популяции чибисов: одна — «полевая», начинающая гнездиться с первых чисел мая, а вторая — «пойменная», гнездящаяся почти на месяц позже (Попов и др., 1954).

На междуречных займищных озерах Западной Сибири весьма обычна выпь. В пойме Оби это редкий вид. Она еще встречается в верхнем течении (Каменская пойма), но на широте с. Коломино (Средняя Обь) мы ее обнаружили лишь дважды — в 1967 и в 1970 гг.

В пойме Средней Волги и Нижней Камы малая и большая выпь встречаются в качестве гнездящихся птиц (Попов и др., 1954).

Мало приспособлены к условиям весенних половодий перепел и коростель — обычные птицы Обской поймы в годы низких и непродолжительных разливов. В поймах Волги и Камы перепел держится по преимуществу на лугах высокого уровня, а коростель заселяет центральную пойму, предпочитая здесь луга низкого и среднего уровня, берега протоков, озер и болот (Попов и др., 1954).

Очень зависимы от разливов воробьиные птицы, связанные с землей гнездованием или питанием, например, обыкновенная овсянка. Численность этих видов в пойме очень изменчива по годам (см. гл. III).

Несколько видов птиц, гнездящихся на лугах низкого уровня (например, болотная овсянка), занимают гнездовые участки задолго до освобождения от полых вод и усердно охраняют их от вторжения других претендентов (Приезжев, 1953).

В пойме среднего течения Оби чечевица — редкая птица, в отличие от коренных берегов, где она обычна. Для поймы же она типична лишь в годы без разливов. Этот факт остается пока необъяснимым, поскольку чечевица — «кустарниковая» птица и, например, в долине Оки (Туров, 1958а) в сроках гнездования и пролета мало зависит от гидрологического режима.

Своеобразно положение в пойме птиц с ранними сроками прилета и гнездящихся на земле (например, жаворонок), или гнездящихся на деревьях, но кормящихся на земле (например, грач). В нижнем течении Катуни (Алтайский край), где она образует широкую пойму высокого уровня, жаворонок многочислен даже в годы высоких разливов (1958). Этот вид встречался нам и в пойме верхнего течения Оби (Барнаульский и Быстроистокский участки), где он гнездится на незаливаемых буграх, с остепненной растительностью в притеррасной части. В центральной пойме жаворонок нами не наблюдался (Каменская пойма), а в долине Средней Оби (Коломинская пойма) он в течение нескольких лет совсем не гнездился. Однако в 1968 г., после двух лет без значительного разлива, жаворонки стали гнездиться в местной пойме.

Полевого жаворонка И. С. Туров (1958а) относит к факультативным обитателям поймы Средней Оки. Он гнездится здесь на наиболее сухих участках лугов, рано освобождающихся от полых вод и быстро просыхающих. Жаворонок прилетает в пойму Оки еще в конце марта. К размножению же приступает лишь в мае. Такой разрыв объясняется отсутствием из-за разлива мест, удобных для постройки гнезда. В Среднем Поволжье, в пойме Волги и Камы (Попов и др., 1954), полевой жаворонок принадлежит к гнездящимся в пойме птицам, однако его численность здесь незначительна. Устройство гнезд и откладку яиц он начинает за 10—15 дней до пика разлива и, видимо, значительная часть гнезд заливается весенними водами. Сохраняются только те, которые были устроены на лугах высокого уровня.

В Каменской пойме верхнего течения Оби грачей приходилось наблюдать в притеррасной части, но это были птицы, залетавшие сюда на кормежку; колонии грачей размещались вне поймы, на коренном берегу. В Средней Оби, в пределах Томской области, грачи в пойме не живут. Единственный раз они наблюдались здесь весной 1970 г. Непосредственно в пойме Волги и Камы (Среднее Поволжье) гнездовых колоний грачей также нет, но у населенных пунктов надлуговой террасы они гнездятся в значительном количестве и нередко летают кормиться в луга (Попов и др., 1954). Особенно много бывает их на лугах в период сенокоса. Между тем в дельте Волги (Гагарина, 1961) грач — обычная и многочисленная птица. Огромные водные пространства непосредственно или косвенно оказывают влияние на биологию птиц. Этим объясняются особенности в питании грачей дельты: 11,8% (по встречаемости) составляет в их пище группа водных беспозвоночных.

В качестве гнездовых биотопов грачи используют леса, которыми зарастают острова. Полосы ивовых лесов по краям островов, центральная часть которых занята пашнями, лугами, остепненными участками, особенно хорошо заселяются грачами. Ко времени вылета грачат большинство колоний бывает затоплено полой водой и многие птенцы выпадают из гнезд и тонут. В тростниковой зоне в авандельте встречаются лишь одиночные кормящиеся грачи.

Очень зависимы от специфических условий существования в пойме р е п т и л и и . В пойме Волги и Камы (Попов и др., 1954) встречается девять видов пресмыкающихся: ящерица прыткая (*Lacerta agilis* L.), ящерица живородящая (*L. vivipara* Jacg.), веретеница (*Anguis fragilis* L.), уж обыкновенный (*Natrix natrix* L.), уж водяной (*N. tessellata* Laur.), медянка (*Coronella austriaca* Laur.) и два вида гадюк — обыкновенная и степная (*Vipera ursini* Bonap. и *V. berus* L.).

Наиболее часто в пойме встречаются ящерица прыткая, уж обыкновенный и оба вида гадюк. Распределение пресмыкающихся в пойменных биотопах весьма своеобразно и целиком связано с размещением незатопляемых участков. Обычно по высоким гривам прируслового вала, заливаемым только в годы катастрофических разливов, держится в значительных количествах прыткая ящерица. Изредка здесь встречается уж обыкновенный и одиночными экземплярами — ящерица живородящая и гадюка. Центральная пойма, как правило, свободна от пресмыкающихся. Только по высоким гривам изредка удается увидеть прыткую ящерицу, ужа и гадюку. Наиболее часто встречаются пресмыкающиеся (по данным В. А. Попова с сотрудниками) в притеррасной пойме и по надлуговой вюрмской террасе, где для них имеются наиболее благоприятные условия существования.

Когда змеи и ящерицы бывают в пойме захвачены разливом, множество их погибает.

Как пишет И. С. Башкиров (1929), пойменные луга Волги и Камы, поросшие дубнячком и кустарниками, с многочисленными болотами и озерками, изо-

билуют змеями: повсюду близ воды много ужей, а в более возвышенном лесу обитает большое количество степных гадюк. В обычное половодье многие части леса не затопляются и змеи находят там надежное убежище. Застигнутые высокой водой в 1926 г., змеи были вынуждены спасаться. Огородные плетни одного из поселков, пока они еще возвышались над водой, были увиты змеями и казались живыми. Здесь, как и в других местах, где обессилевшие змеи искали спасения, их немало погибло. В 1927 г. численность змей была еще невысокой, и лишь в 1928 г. она достигла прежнего уровня.

В пойме Оби из-за длительных и частых разливов змеи, по крайней мере в притеррасной и центральной пойме, очень редки или вовсе отсутствуют. Так, в Молчановской пойме (Томская область), со слов местных жителей, за много лет была встречена лишь одна гадюка. При большом разливе 1966 г. много гадюк было на склоне береговой террасы в Колыванской пойме (Новосибирская область). Очень редки (верхнее течение, Каменская пойма) в пойме Оби ящерицы.

Сведения о распространении в поймах рек европейской части СССР амфибий содержатся в нескольких работах (Туров, 1958а; Попов и др., 1954). Озерная лягушка наиболее тесно связана с поймой и, в частности, с руслом самой реки. В распределении ее по различным типам долин наблюдается ярко выраженная закономерность. Верховья рек бедны этим видом, в то время как в низовьях (дельта Волги) он встречается в огромном количестве. Причина этого явления — биологические особенности озерной лягушки. Она пробуждается от спячки и приступает к размножению очень поздно, для откладки яиц нуждается в большом пространстве воды, хорошо прогреваемой солнцем. Эти условия имеются только в долгопоемных низовьях рек с поздним половодьем. Среднее и верхнее течение рек с бурным и ранним половодьем мало пригодно для обитания этого вида. Помимо озерной лягушки в поймах Волги и Оки распространены остромордая (Средняя Ока и Средняя Волга), травяная (Верхняя Волга) и прудовая (отсутствует в дельте Волги) лягушки.

По данным Ю. С. Равкина и И. В. Лукьяновой (в печати), в пойме Оби в пределах южной тайги из земноводных, по наблюдениям 1970 г., обитает остромордая и сибирская лягушка, в то время как на коренном берегу в той же подзоне встречены также углозуб сибирский и жаба обыкновенная, а лягушки сибирской нет. Наибольшая плотность населения земноводных была в 1970 г. в пойменных низинах — сорах, где было поймано 1300 особей на 100 цилиндро-суток. На открытых низинных болотах надпойменных террас и материкового берега земноводных было в 1,5—2 раза меньше. На других участках, а также в годы, отличающиеся по разливам, в пойме Оби встречаются жабы и углозуб сибирский.

Весенние половодья приводят к неравномерному размещению амфибий в пойме и к их большой гибели. В пойме Волги (Среднее Поволжье) наибольшая их численность отмечается в притеррасной пойме, где при любых разливах сохраняются сухие участки (Попов и др., 1954). В центральной пойме, где разлив «смывает» лягушек, на некоторых водоемах авторы вовсе их не обнаруживали. При быстром спаде воды икра лягушек, откладываемая на разливе,

обречена на гибель. Как сообщает И. С. Туров (1958а), на открытых лугах после спада воды часто можно найти много обсохших кладок. Чем раньше и быстрее сходит вода с лугов, тем больше обсыхает икра. Учет погибшей икры в 1954 г. дал следующие результаты: в лугах на полосе 300×3 м было обнаружено 3 кладки остромордой лягушки; на опушке дубняка на полосе 1000×3 м—4 кладки. В ольшанике, в пойме р. Пры, откуда вода ушла быстро, на полосе 500×2 м обсохло 11 кладок. Эти учеты проводились в начале мая и поэтому несколько приуменьшены. В 1953 г. икры, обсохшей на лугах, было больше.

Некоторые виды в период половодья из-за недостатка основного корма переходят на вынужденный корм. Наблюдаются даже случаи каннибализма, например у озерной лягушки в дельте Волги (Динесман, 1952). О том, что каннибализм в этих условиях — вынужденное явление, свидетельствующее об отклонении условий обитания от оптимальных, говорит полное отсутствие у амфибий морфологических приспособлений к питанию себе подобными.

Тритоны обыкновенный и гребенчатый распространены в пойме Верхней Волги и Средней Оки. В пойме Средней Волги и Камы в пределах ТАССР оба вида тритонов встречаются исключительно редко и значение их в биоценозах ничтожно. Тритоны, как и жабы, видимо, спускаются в пойму только в летнее время и встречаются лишь в ее притеррасной части и в очень незначительном количестве. В поймах Средней Оки и Средней Волги весьма обычна и многочисленна жерлянка. Она приступает к размножению в долине Средней Оки (Туров, 1958а) во второй половине мая, т. е. в то время, когда в пойме образуются мелкие, хорошо прогреваемые солнцем временные водоемы. В поймах малых рек и Верхней Волги с их ранним и сравнительно коротким временем половодья нет подходящих мест для размножения этого вида.

Особенно большое влияние на амфибий и рептилий оказывают разливы в дельте Волги. Амфибий здесь (за исключением озерной лягушки) совсем нет. Из рептилий распространены обыкновенный и водяной уж, а также болотная черепаха. Поздний и длительный разлив, при котором затопляется значительная часть дельты, создает крайне неблагоприятные условия для амфибий и рептилий. Паводковая вода смывает и уносит их в море. Сохраняются они лишь в немногих стациях переживания. Пища для этих животных исчезает или становится недоступной, а затопление суши водой лишает пресмыкающихся мест, пригодных для кладки яиц. Все это приводит к значительному сокращению численности популяций, обитающих в нижней зоне дельты. Вероятно, паводком определяется отсутствие в нижней зоне дельты Волги некоторых видов, обычных в Астраханской области, например зеленой жабы (*Bufo viridis* Laur.) и прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.), проводящих значительную часть жизни на суше и неприспособленых пережить паводок, в отличие от ужа, черепахи и озерной лягушки (Динесман, 1950).

Положение червей, застигнутых весенним половодьем, было предметом специального изучения В. Н. Беклемишева и И. А. Че-

тыркиной (1935). Эти авторы показали, что в весенних лужах вода относительно теплая и бедная кислородом. Полые воды в пределах поймы отличаются в общем быстрым течением, низкой температурой и значительным содержанием кислорода. Черви на затопленной пойме держатся там, где их застигла вода, т. е. у поверхности дерна или даже на его поверхности во мху. В данных условиях температуры и содержания кислорода они могут вынести затопление весьма продолжительное время. В тех местах поймы, где по условиям рельефа вода остается после половодья в виде временных луж, вскоре наблюдается массовая гибель червей, и подобные места заново колонизируются каждое лето.

Обнаруживается несходная экологическая приуроченность исследованных видов дождевых червей к разным типам пойменных почв. Для дерновых почв прирусловья и частично дерново-луговых почв центральной поймы долины Клязьмы характерно резкое преобладание *Allolobophora caligonosa*. В лугово-болотных и болотных почвах притеррасья преимущественно распространен *Dendrobaena octaedra* (Sav.). В луговых почвах центральной поймы ни один из этих видов не занимает доминирующего положения, но всегда встречается наряду с такими видами, как *Eisenia nordenskioldi* (Eisen.), *Octolasium lacteum*, *Lumbricus rubellus* и др. (Добровольский, Гельцер, 1958).

В пойме Волги В. В. Изосимов (1954) отметил бедность видового состава червей. Преобладает здесь *Eisenia nordenskioldi* (Eisen).

На открытых лугах, длительно находившихся под водой, где почва летом сильно иссушается, черви встречаются редко. Их количество возрастает на лесных гривах и по прирусловому валу, особенно на участках, незаливаемых или заливаемых на короткое время (Матвеева, 1966).

Успех переживания разливов насекомыми (Кришталь, 1936, 1954, 1955) существенно зависит от температурных условий. Автор различает разливы, проходящие при температурах ниже порога активной деятельности обитающих здесь насекомых (до 6—8°), и разливы, проходящие при более высоких температурах. Насекомые, зимовавшие в почве, способны пережить более длительное половодье, чем зимующие на поверхности. Это объясняется как температурными условиями, так и наличием в почве большого количества насекомых в стадии яйца, личинки или куколки.

В пойме Днепра разливы в большинстве случаев проходят весной (март—апрель) при сравнительно низких и переменных температурах. Верхний слой почвы, в котором зимуют насекомые, до начала разлива не успевает прогреться, и температура в нем не поднимается выше порога развития или активной деятельности зимующих здесь насекомых. В этом случае муравьи, проволочники, личинки пластинчатоусых жуков, личинки долгоносиков и многие другие группы насекомых, согласно О. П. Кришталю, переживают паводок непосредственно на месте зимовки в состоянии оцепенения. В тех случаях, когда разлив проходит при температуре выше порога активной деятельности насекомых или на залитых участках длительное время задерживается вода, в результате чего она хорошо прогревается, а вместе с ней прогревается и верхний слой почвы, наблюдается передвижение зимующих в почве насекомых. Они мигрируют из нижних слоев в верхние, концентрируются (особенно личинки) на поверхности

почвы, а также на повышенных элементах макро- и микрорельефа. При более высокой температуре и длительном затоплении многие насекомые этой группы гибнут, часть их всплывает на поверхность воды и уносится течением. В таких случаях в массовом количестве гибнут также яйца многих наземных насекомых, в том числе и саранчовых.

Поведение насекомых, зимующих на поверхности почвы и в подстилке (в исследованном районе их насчитывается более 500 видов), существенно иное, но также зависит от температурных условий во время половодья. Когда вода прибывает при температуре не ниже порога активной деятельности распространенных здесь видов, эти насекомые также активно мигрируют к повышенным элементам рельефа. Но если вода прибывает при температуре ниже порога активной деятельности входящих в состав этой группы видов и насекомые находятся в состоянии оцепенения, то они всплывают на поверхность воды и в большом количестве попадают в наносы. При повышении температуры всплывшие насекомые переходят в активное состояние и выбираются из воды. Насекомые, попавшие в наносы, покидают их и со спадом воды расселяются.

Затопление на жизнь насекомых, по О. П. Кришталю, действует совокупностью факторов и в первую очередь таких, как давление, условия газообмена, влажность, температура, условия передвижения и др. Особенно отчетливо проявляется влияние затопления на возможность существования насекомых при разных температурах. Пагубное действие половодья на численность популяции весьма скоро сказывается при температуре, близкой к оптимальной для их активной деятельности. Основным лимитирующим фактором жизненных процессов в таких условиях является отсутствие свободного, доступного для дыхания наземных форм, кислорода на покрытых водой участках. При низкой температуре процессы дыхания замедляются, потребность в кислороде уменьшается, яйца, личинки и даже взрослые насекомые многих видов сравнительно долго могут существовать под водой.

Колебание биомассы почвенных животных по пойменному профилю и их вертикальные миграции в пойменных почвах с неустойчивым режимом влажности исследовал Ю. Г. Гельцер (1963). Величина биомассы почвенных беспозвоночных постепенно снижается от прирусловой области поймы к заболоченному притеррасью (по наблюдениям в пойме Клязьмы). Численность почвенных животных падает по мере понижения уровня поймы и утяжеления механического состава почвы. На открытых участках поймы численность почвообитающих беспозвоночных вдвое ниже, чем в лесу (Стриганова, 1966, 1968).

Постепенное заселение ногохвостками освобождающейся от паводковых вод территории наблюдала С. К. Стебаева (1966) в пойме р. Оми (Новосибирская область). Зона берега, еще не заросшая растительностью, населена только одним видом (*Sminthurides pumilis*), причем численность его не превышала 210 экз/м^2. В зоне с редкой растительностью обитало уже два вида, а в зоне с густой растительностью — семь видов *Collembola* при высокой плотности (9470 экз/м^2). Наиболее массовыми видами были *Folsomia guadrioculata* (3300 экз/м^2), *S. pumilis* (1350 экз/м^2) и *Isotomurus palustris* (930 экз/м^2). Такое обилие многохвосток в илисто-аллювиальной почве С. К. Стебаева объясняет не только густым травяным покро-

вом, но и массой растительных выбросов реки, которые задерживаются здесь во время разлива и служат убежищем и пищей для ногохвосток. Луговые почвы центральной поймы оказались наиболее благоприятными для обитания в них ногохвосток. Подстилка населена густо. При углублении наблюдалось постепенное обеднение видового состава и уменьшение численности *Collembola*.

Об отсеве насекомых в результате неблагоприятного влияния разливов можно судить, сравнивая в пойме и надпойменной террасе р. Камы численность щелкунов:

	Плотность заселения почвы щелкунами (по Утробиной, 1958), экз. м²	
	левобережье	правобережье
Пойма		
Прирусловый вал	3,5	3,0
Смешанные гривы	3,0	1,0
Заросли шиповника	1,5	—
Дубовые гривы	2,5	3,0
Луг высокий	4,5	2,5
Луг низкий	2,0	2,7
Дубняк пойменный III класса	9,0	—
Вырубка на гриве	—	3
Дубовая грива в притеррасной части поймы	—	13,5
Надлуговая терраса		
Дубово-липовый лес I класса	4,5	—
Дубово-липовый лес II класса	5,2	—
Дубово-вязово-липовый лес (старый)	—	0,5
Колки дубовые	—	2,5
Поляна среди колков	—	2,0
Полезащитные насаждения:		
4-летние	5	—
16-летние	30,2	—
Пшеница	12,0	16
Люцерна	13,5	—
Участки, близкие к пойме:		
луг суходольный	—	11,5
травы многолетние	—	8,7
дубово-осиновый лес	—	5,0

По сравнению с надпойменной террасой количество личинок щелкунов в почве пойменных участков значительно меньше. Самая низкая численность личинок на лугах низкого уровня. Несколько выше она на лугах среднего и высокого уровня левобережья Камы. В наибольшей численности личинки щелкунов заселяют биотопы надпойменной террасы: посевы сельскохозяйственных культур, залежи, лесонасаждения.

Несходен и видовой состав щелкунов в различных биотопах. Ведущими видами являются посевной и широкий щелкуны, которые не только доминируют на посевах сельскохозяйственных культур, но встречаются в большинстве обследованных участков. Оба вида, довольно близко подходя по численности друг к другу в полевых угодьях, совсем по-разному ведут себя под пологом естественных дубовых насаждений и в лугах. В нагорных дубравах широкого щелкуна довольно много, он составляет 25% всех щелкунов, а посевной только 8,1 %. В дубняке пойменном эти виды меняются

местами: на долю посевного щелкуна приходится 31,2% всего состава, на долю широкого — 6%. В пойменных лугах посевной щелкун является основным представителем этого семейства.

По наблюдениям Б. Г. Шуровенкова (1962), проведенным в многоводный 1957 г. в пойме Тобола (вблизи г. Кургана), находившиеся в состоянии акинеза в почве под водой личинки жуков-щелкунов (*Agriotes lineatus* L., *A. obscurus* L., *A. sputator* L., *Selatosomus latus* F.) полностью выжили и в ряде мест повреждали картофель, томаты и другие культуры. На участках более длительного подтопления почвы и на выходах грунтовых вод по склонам коренного берега Тобола и стариц, где сильнее прогревались вода и почва, проволочники после спада воды не вышли из состояния акинеза и погибли.

Находившиеся до 22 суток под водой в земляных пещерах в почве на глубине 5—11 см куколки капустной совки выжили, из них вылетели нормально развитые бабочки; более длительное пребывание под водой вело к гибели куколок.

Выносливы к затоплению (до 16 суток) также гусеницы яблонной плодожорки, зимовавшие в плотных паутинистых коконах под отмершей корой стволов яблони и гусеницы крыжовниковой огневки *Zophodia convolutella* Hb. (до 19 суток). При 16—17-суточном затоплении численность яиц в кубышках не стадных саранчовых (*Stauroderus scalaris*, F. w., *Chorthippus albomarginatus* De Geer) сокращалась до 60—90%. Их наибольшая гибель отмечена на возвышенных элементах рельефа с южной экспозицией склона, где к моменту наступления разлива возобновилось эмбриональное развитие яиц.

В пойме Волги, около Безенчука, в 1955 г. бабочки капустной совки вылетели из куколок после 36-суточного затопления.

При температуре ниже порога развития насекомые, по данным Б. Г. Шуровенкова, могут переносить более длительные затопления; с повышением эффективной температуры выживаемость их в воде снижается. Так, личинки *Agriotes lineatus* и *A. obscurus* L. в массе гибли за 20—25 суток во время летних паводков, когда температура воды достигала 19,4—23,3°. Менее выносливы к затоплению личинки *Selatosomus latus* F. и *A. gurgistanus* Fald.

О большой гибели чешуекрылых при разливах и, как следствие этого, их сравнительной малочисленности в пойме Оби сообщают Г. С. Золотаренко и Ю. П. Коршунов (1963). Под влиянием разливов погибает большинство видов, зимующих в верхних слоях почвы, в лесной подстилке и прикорневой части растений, которые покрываются водой на продолжительное время. Таким был разлив на Оби в 1958 г. Наблюдения показали, что перезимовавшие насекомые, например куколки и гусеницы чешуекрылых, на залитых участках сохранились лишь на повышенных, свободных от воды элементах рельефа, и в дальнейшем продолжали свое развитие на стволах и ветках древесно-кустарниковой растительности, расположенных выше уровня воды. Этим, например, объясняется заметное количество ивовой волнянки (*Leucoma salicis* L.) в пойменных ивняках левого берега Оби. Большинство гусениц этого вида зимовало в щелях стволов и веток ивы. Весной гусеницы оказались выше уровня

воды и к началу июля закончили свое развитие. Лет бабочек начался в 1958 г. с 10 июля.

В период разлива, когда пойменные водоемы становятся проточными, сносятся вниз по течению и гибнут личинки, кровососущих двукрылых (Мончадский, 1956). Особенно большая гибель личинок и куколок мошек наблюдается в пойме (Сафьянова, Нефедов, 1963) при ее высыхании. При этом личинки гибнут, оставаясь прикрепленными к субстрату, или покидают его и образуют в воде скопления, диаметр которых достигает 15—20 см. Гибель личинок, расселившихся в пойме, тем больше, чем быстрее спадают полые воды и чем выше температура воздуха. Высокий разлив и медленный его спад, умеренная температура воздуха способствуют выживанию основной массы личинок и куколок мошек.

Детальное описание распространения клещей в Волго-Ахтубинской пойме и влияние на них разливов дано в статье И. Н. Нефедовой и Н. А. Никитиной (1958). Распространение клещей по территории поймы носит, по их данным, неравномерный характер. Обитание клещей приурочено к прирусловому валу Ахтубы и прирусловым валам внутренних ериков, т. е. к тем районам, которые почти не подвергаются затоплению паводковыми водами. В районе сплошного затопления клещей нет*.

Весенний разлив регулирует территориальное распределение клещей. Клещи появляются вначале в тех местах, которые не затопляются или затопляются на очень короткое время. Эти участки—клещевые очаги в пойме. Личинки и нимфы *Dermacentor marginatus* появляются сразу же в большом количестве во всех незаливаемых стациях: в лесу, кустарниках, тростниках и лугах; *Rhipicephalus rossicus* — в лесах и кустарниках. Со спадом паводковых вод личинки и нимфы появляются на освободившихся от воды участках, расположенных поблизости от прирусловых валов. Они заносятся туда главным образом расселившимися грызунами или появляются из перенесших затопление кладок—последнее вполне вероятно для *D. marginatus* (см. также: Боженко, Шевченко, 1954).

Как показано К. Д. Зыковым и Н. Н. Карташевым (1960), клещевые очаги в пойме Оки обнаружены только в местах регулярного и интенсивного весеннего выпаса домашнего скота, где луговые участки, лежащие на кромке весеннего разлива, чередуются с древесно-кустарниковыми насаждениями или опушки леса граничат с обширными заливными участками (рис. 20). Здесь ежегодно в весенне-летний период создаются концентрации мышевидных грызунов и насекомоядных — основных прокормителей лугового клеща неимагинальных фаз.

Большое влияние оказывает затопление на численность арибатидных клещей. По наблюдениям Е. С. Шалдыбиной (1957), их макси-

* Половозрелые клещи, как это установлено опытами в полевых условиях над *Dermacentor marginatus*, способны переносить лишь кратковременное затопление — до 10 дней (Петров и др., 1955, 1958). Но С. Ф. Шевченко (1957) пишет о длительном выживании клещей *D. marginatus* под водой и о их существовании в пойменных заливных лугах, временно затопляемых паводковыми водами.

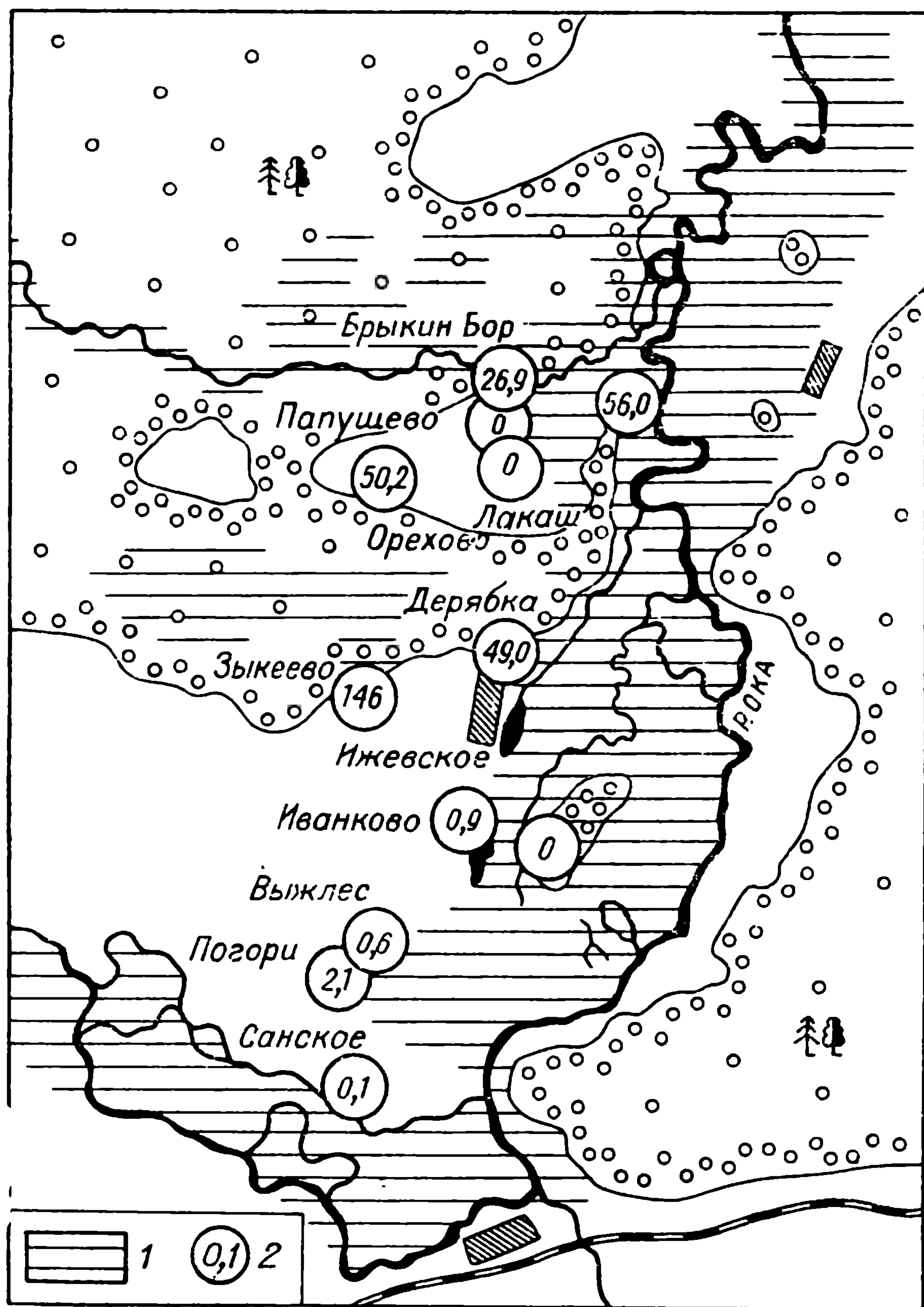


Рис. 20. Распределение лугового клеща в пойме Оки (по К. Д. Зыкову, Н. Н. Карташеву, 1960).

1 — площадь весеннего разлива; *2* — интенсивность нападения клещей на одну корову.

мальное количество наблюдается в мае, в дальнейшем оно непрерывно падает и достигает минимума в сентябре. В октябре численность их вновь увеличивается. Автор объясняет сокращение численности клещей в летний период отрицательным влиянием периодического летнего затопления. Клещи переживают затопление, впадая в анабиотическое состояние или всплывая на поверхность. Отношение различных видов клещей к затоплению различно: клещи *Scheloribates laevigatus* погибают на 100% при 16—17° на 16-е сутки. Клещи *Platynothrus pelifer* и на 30-е сутки погибли только на 60%. Выживаемость клещей при затоплении различна при разной температуре. При 16—17° клещи *Sch. laevigatus* погибли на 100% на 12-е сутки; при температуре от минус 2 до плюс 2° на 20-е сутки погибло только 40% клещей. Низкая температура повышает выживаемость клещей при весенних и осенних затоплениях.

* * *

Приведенные материалы говорят о том, что половодья и паводки, вызывая большую гибель животных, осуществляют вместе с тем элиминирующий отбор среди них. В пойме могут жить лишь те животные, которые приспособились к ежегодному затоплению своего местообитания (Беклемишев, Четыркина, 1935).

Жесткий отбор животных в речных поймах, в которых особенно продолжительны разливы, подтверждается меньшим числом обитающих здесь мелких наземных позвоночных по сравнению с междуречьями. В пойме Оби (Томская область) за ряд лет исследований нами было обнаружено 10 видов мышевидных грызунов (водяная крыса; полевки: экономка, темная, рыжая, красная, красно-серая; мышь-малютка, полевая мышь, мышовка лесная, серая крыса); а на левом коренном берегу (южная тайга, сильно освоенная под сельское хозяйство) — 15 видов (водяная крыса, полевки: экономка, темная, обыкновенная, рыжая, красная, красно-серая; мыши: полевая, лесная, большая азиатская, мышь-малютка, мышовка лесная; хомяк, лесной лемминг; крыса серая). На правом коренном берегу со стороны поймы, среди хвойно-лиственного леса со следами бывших рубок, по данным А. С. Николаева (данные 1962 г.) и В. Е. Сергеева (данные 1970 г.), обитают 8 видов грызунов — водяная крыса; полевки: экономка, рыжая, красная, красно-серая, темная; лесная мышовка; мышь-малютка *.

Эти данные относятся к южной подзоне лесной зоны, но сходная картина наблюдается также в лесостепи и в других зонах.

Так, фауна грызунов и насекомоядных Волго-Ахтубинской поймы (Никитина, Картушин, 1958) представлена семью видами отряда грызунов: заяц-русак, крыса серая, мышь полевая, мышь домовая, полевка обыкновенная, водяная крыса, хомяк обыкновенный. Наблюдаются также два вида насекомоядных: еж обыкновенный и белозубка малая. В степи же кроме перечисленных представителей грызунов встречается еще 10 видов: малый суслик, три вида тушканчиков, степная мышовка, два вида подсемейства хомяков и три вида полевок. В пойме Аргуни (Липаев и др., 1957), обнаружен 21, а в степи — 24 вида грызунов.

То, что пойменные биоценозы характеризуются крайней бедностью, монотонностью и большим однообразием видового состава, создающим совершенно особый облик фауны и флоры пойменных озер, констатировала Е. Ф. Гурьянова (1946), показав, что в поймах рек нет или представлены очень слабо, единичными видами, целые группы животных, связанных в своем развитии с водой, например

---

* В отличие от мышевидных грызунов, землероек в пойме Оби оказалось на один вид больше (за счет куторы), чем на левом коренном и правом притеррасном берегах. На всех участках поперечного профиля были обнаружены, по сводным данным В. Е. Сергеева, обыкновенная, малая, средняя, крупнозубая, арктическая и равнозубая бурозубки.

ручейники, поденки, стрекозы и другие; очень однообразна фауна жуков, моллюсков, клещей.

Отсев многих видов из поймы бывает обусловлен не только непосредственным влиянием разливов, но и причинами, являющимися следствием этих разливов. Гидробиологи обращают внимание на особые условия аккумуляции органических веществ в пойме, которые, раз накопившись за меженный период, затем рассеиваются по всей пойме во время половодья, обусловливают особый тип донных отложений в озерах Нижнего Поволжья, характеризующихся сильной минерализованностью и почти полным отсутствием гиттии. Зимние и летние заморы, наряду с периодами половодья и характером грунтов, создают настолько специфические условия жизни, что выдержать их и приспособиться к ним могут далеко не все водные организмы (Гурьянова, 1946).

Сокращение речной фауны и замена ее фауной стоячих вод наблюдается по мере изоляции пойменных водоемов от реки, их заиления, обмеления и заболачивания. Так, если в русле Оки (Жадин, 1950, 1967) из 418 видов донных животных на группу цельно адаптированных видов и представителей древних водно-воздушных насекомых приходится около 75% (а остальные 25% — представители группы позднейших водно-воздушных насекомых, легочных моллюсков и других так называемых вторично-водных животных), то в речных затонах — 48, в пойменных озерах — 40, в пойменных прудах — 31% и пойменных болотах — всего 16%. Еще более наглядно изменяется роль той или другой группы фауны при рассмотрении не числа видов, а биомассы. Так, биомасса организмов первой группы в реках (например, в Волге) составляет свыше 90%, оставаясь примерно на той же высоте и в затонах. В пойменных же озерах положение меняется скачкообразно — процент биомассы организмов первой группы падает до 9, в то время как процент биомассы второй группы поднимается до 91.

Пути приспособления животных к разливам. Одной из ранних работ об эволюции пойменных животных было сравнительное исследование Б. С. Грезе (1929). Оказалось, что некоторые виды, достигающие в озерах массового развития, в реке не встречаются или могут быть найдены в единичных экземплярах. Сюда автор относит, например, *Brachionus forticula*. Но характерно и отсутствие в озерах таких форм, которые встречаются в реке (например, *Daphnia crustata*, *Asplanchua Herriski* и др.). Б. С. Грезе приходит к выводу, что зоопланктон заливных озер представляет собой совершенно стойкий биоценоз (или систему их), вполне приспособившийся к нормальным условиям ежегодного разлива. Элементы этого сообщества черпаются прежде всего на территории самого водоема и лишь по временам, в ничтожной мере, дополняются за счет полых вод реки. Прочность планктона, замечает Грезе, настолько велика, что даже необычные по силе наводнения не могут нарушить эту устойчивую систему.

Наличие в пойме своеобразных факторов отбора показали исследования В. П. Баскиной и Г. М. Фридман (1928), проведенные в до-

лине Камы. По их наблюдениям на участках, подобных друг другу по общим условиям высоты, характера заливания, почвы и растительности, находится и подобная фауна, а на участках, различающихся между собой всеми указанными условиями, фауна резко различна.

Особенно детально этот вопрос исследовал А. А. Передельский (1948—1950). Он изучил эволюционные приспособления отдельных видов инсектофауны к паводковым затоплениям, а также влияние поймы на население внепойменных зон и обратное влияние внепойменных зон на население поймы. Свои исследования эволюции и приспособления животных, входящих в биоценозы поймы, он проводил в пойме Оки на сухолюбивых и мезофильных клопах семейств *Pentatomidae*, *Coptosomatidae*, *Thyreocoridae*, *Coreidae*. А. А. Передельский обращает внимание на количественную и качественную бедность насекомых в пойме Оки в период зимовок. Это особенно характерно для насекомых, зимующих в фазе имаго. В пойме ни разу не удалось обнаружить зимовку представителей *Hemiptera*, даже в повышенных элементах рельефа поймы, на гривах, покрытых или не покрытых лесной растительностью. *Hemiptera* зимовали лишь вне поймы, причем наряду с сухими пониженные и сырые места здесь не являлись препятствием для залегания на зимовку. А. А. Передельский называет ряд видов клопов семейства *Pentatomidae*, для которых пойма обследованного отрезка долины Оки (Ижевский район Рязанской области) по каким-то причинам оказалась совершенно чуждым местом для залегания на зимовку, в то время как клопы большинства этих видов были встречены на зимовках вне поймы на различных по влажности участках.

Анализируя материалы по температурному режиму и относительной влажности воздуха и почвы в пойме и вне ее, автор отклоняет возможное возражение, что пойма не привлекает осенью клопов на зимовку из-за сырости и большой влажности воздуха, особенностей почвенной подстилки и др. Он предполагает, что осенние миграции клопов из поймы и весной в пойму сложились исторически, подобно сезонным миграциям птиц. Естественный отбор создал специальные пойменные, дважды мигрирующие в имагинальном состоянии популяции насекомых, отличающиеся этим от соседних внепойменных популяций, с которыми первые ложатся на зимовку, но скрещиваются лишь в том случае, если под влиянием неблагоприятных кормовых условий в особо засушливые годы внепойменные популяции также мигрируют кормиться на пойменные луга.

Наряду с этим найдено довольно большое число видов жуков, в том числе и бескрылых, остающихся зимовать в пойме, различным образом адаптированных к разливу и переживающих его.

Таким образом, А. А. Передельский установил, что виды клопов семейства *Pentatomidae* обладают пойменными и внепойменными популяциями. Основное различие между этими популяциями заключается в том, что пойменные популяции способны мигрировать на зимовку во внепойменные зоны, а весной после спада воды

обратно в пойму. Такого рода поведение естественным образом выводит популяцию из-под действия весеннего разлива и является исторически выработанным приспособлением.

Развивая эти исследования, А. А. Передельский (1949) пытался установить начальные этапы эволюционного приспособления различных жуков к переживанию затопления пойменных пространств.

Почти каждый день на протяжении августа с утра в течение нескольких часов автором в долине Оки велись раздельно сборы жуков на пойменных и непойменных биотопах. Жуки разных биотопов раздельно высаживались в проволочные садки (в других случаях — в стеклянные баночки, затянутые марлей) и одновременно погружались на 1 м глубины в Оку в 100 м от берега. Температура воды на протяжении месяца падала от 24 до 16°. При погружении в воду тщательно удалялись пузырьки воздуха со стенок садков и марлевых покрышек. По истечении 14—24 ч затопленные насекомые извлекались из воды, раскладывались в походной лаборатории на фильтровальной бумаге и проводилась многочасовая регистрация оживших и неоживших экземпляров.

Суммируя результаты опытов на жуках 54 видов, автор подтверждает основной вывод, что у пойменных представителей видов в общем ясно выражена тенденция к лучшему переживанию затопления, чем у представителей тех же видов, составляющих внепойменные популяции.

Все говорит о том, пишет А. А. Передельский, что у многих жуков роль активного поведения, уводящего организм из сферы влияния паводка, невелика и недостаточна. Обнаружение у жуков пойменных популяций непосредственной приспособленности к переживанию затопления указывает на новый, более высокий этап дивергенции вида, который достигается физиологическим приспособлением. Автор пишет, что нельзя еще сообщить ни о характере, ни о степени таких физиологических приспособлений. Не удалось подметить и каких-либо отличий в строении представителей пойменных и внепойменных популяций.

Способность многих насекомых (муравьев, проволочников, личинок пластинчатоусых жуков, личинок долгоносиков и др.) переживать разлив в состоянии оцепенения непосредственно на месте зимовки в пойме, подтверждена исследованиями О. П. Кришталя (1954, 1955) и может рассматриваться как несомненная физиологическая адаптация к своеобразным условиям существования насекомых в речных поймах (Клечковский, 1964).

Активная миграция популяций беспозвоночных в период разлива между поймой и коренным берегом и внутри самой поймы между различными ее высотными уровнями является, очевидно, наиболее обычной реакцией животных на разлив и способствует их выживанию в условиях затопленной поймы.

Постоянная миграция стрекоз из речной долины на коренные берега и обратно (Белышев, Степанчук, 1964) формировалась исторически и характеризует в настоящее время уже вполне сложившееся явление.

Перемещения в пойме насекомых, питающихся на древесных и травянистых растениях, в связи с разливами Миссисипи, описывает Шельфорд (Shelford, 1954). Ранней весной, до наступления половодья, в ивняке (*Salix nigra*) и то-

польнике (*Populus deltoides*) 5—6 футов высотой, обычно встречались дождевые черви и некоторые личинки двукрылых. Летом, когда вода отступает, особенно там, где много ила, вырастает на обнаженной почве дурнишник и некоторые другие растения-пионеры. С начала сентября они заселяются многочисленными насекомыми. Те площади, которые большую часть апреля находились под водой, имели в сентябре, в результате вселения с более высоких мест, до 38 экз./м² насекомых и пауков 19 видов. Вероятно, лишь личинки дурнишниковой мухи оставались во время затопления на семенах, которыми они питаются. На второй опытной площадке, в молодых зарослях ивы (10%) и тополя (90%), ранней весной были обнаружены в почве дождевые черви и значительное количество коллембол, несколько земляных пауков; обычными были личинки нескольких видов хрущей, двукрылых насекомых, красных клещей, стифилиний, пауков. На иве и тополе было немного насекомых: листовая цикадка и др. Травянистая растительность появилась лишь поздним летом. В сентябре на древесных видах плотность различных насекомых и пауков достигала 35 экз./м².

Имело значение и время разлива. В полнозрелых ивово-тополевых сообществах (ива — 40%, тополь — 60%, с толщиной древесных стволов не более 18 дюймов), с примесью винограда и других растений, создававших труднопроходимые заросли, весной до затопления было очень много насекомых, червей и т. д. После разлива, в апреле 1943 г., в этом лесу было 125 экз./м² насекомых и пауков, а после разлива в июне 1947 г. плотность уменьшилась в три раза.

По степени приспособленности к разливам Шельфорд делит пойменных обитателей на две группы: сухопутные, которые переносят лишь кратковременное затопление и низкий уровень воды, и водные, которые переносят разливы в течение длительного времени.

Наряду с выселением многих форм животных на период разлива из поймы некоторые виды в тот же период совершают обратные миграции в залитую пойму, что обеспечивает им прохождение стадий метаморфоза и общий рост численности стада. Это явление отмечается как у позвоночных (например, рыб), так и беспозвоночных животных.

Личинки мошек *Schonbaueria matthiesseni*, по данным В. М. Сафьяновой и Д. Д. Нефедова (1963), выйдя в пойму, залитую весенним половодьем, заселяли всю травянистую и древесную растительность поймы, погруженную в воду. На луговых участках поймы широко расселяются личинки, мигрирующие в верхних слоях воды. В 1957 г. при высоте паводка 897 см личинки заселили дубовый лес в левобережной пойме на расстоянии 380 м от берега коренного русла реки, а в 1958 г. при высоте паводка 805 см этот участок был заселен лишь на расстоянии 40 м от русла реки. В другом месте в это время был заселен открытый луг поймы площадью 112 га в радиусе 800 м от русла. Обычно около 50% популяций, расселившихся на залитой территории поймы, успевает закончить свое развитие. В. М. Сафьянова и Д. Д. Нефедов предполагают, что миграция личинок из русла реки на прибрежные участки с последующим завершением их метаморфоза на территории залитой поймы представляет исторически сложившуюся естественную адаптацию видов к местным условиям. Это подтверждает и тот факт, что русло Клязьмы, где проводились их наблюдения, имеет очень мало подходящего субстрата для прикрепления личинок. Расселение возможно лишь по узкой полосе прибрежной травянистой растительности и кустарников. Даже при сплошном заселении этого субстрата, притом в два-три слоя, здесь размещается лишь неболь-

шая часть популяций мошек, а основная часть использует пойму Клязьмы для завершения своего развития.

В пойме происходит смена в течение лета видовых и количественных аспектов кровососущих двукрылых (см. гл. III). Это связано с ходом гидрологического режима поймы и с различиями по этому признаку разных типов пойменных водоемов, служащих местом выплода личинок. Выявлена определенная связь развития разных массовых видов кровососов с пойменными водоемами, отличающимися по длительности затопления и другим признакам (Шумков, 1967). Эта коррелятивная связь, выработавшаяся у кровососов в ходе приспособления к жизни в пойме, обеспечивает их массовый выплод в сроки, оптимальные для развития данного вида.

Успешному переживанию разлива некоторыми видами насекомых способствует также своеобразное устройство их убежищ. Так, находившиеся в течении восьми дней под водой муравейники имели совершенно сухую центральную часть, в которой концентрировались живые муравьи (Попов и др., 1954).

Из адаптаций наземных позвоночных животных к специфическим условиям разлива укажем на способность зверьков плавать и переносить весеннюю холодную воду (Туров, 1958а; Фолитарек, Апенкина, 1959).

Большой интерес представляет рассмотрение адаптивных особенностей к жизни в воде водяной крысы. Не раз приходилось наблюдать весной в период разлива зверьков, затаившихся в воде под плавающими льдинами. Водяная крыса относится некоторыми авторами к группе видов, адаптированных к водной среде и связанных с ней в течение всего года. Паводок изменяет обычные условия обитания, но не настолько, чтобы сделать поймы непригодными для жизни этого вида (Бородин, 1951). С. С. Фолитарек и Н. Н. Апенкина (1959) изучали приспособленность водяной крысы к свойственному ей водному образу жизни. Среди исследованных грызунов по способности держаться на воде водяная крыса занимает одно из первых мест. Под водой глаза у нее открыты. Шерсть водяной крысы намокает сравнительно мало, а брюшко в воде часто покрывается серебристой пленкой воздуха или множеством мелких воздушных пузырьков, повышающих плавучесть зверьков. Воздушная пленка и пузырьки образуются как за счет возуха, вытесняемого водой из подшерстка, так и за счет конденсации на шерсти газов, растворенных в воде. Водяная крыса ведет себя на воде по сравнению с другими видами как хороший пловец. В частности, она может отряхивать от воды голову, что другие полевки не делают. По продолжительности плавания в холодной воде водяная крыса в опытах С. С. Фолитарека и Н. Н. Апенкиной показала лучший результат среди всех исследованных зверьков. При температуре 8—10° она плавает в среднем 19,3 мин, серая крыса — 12,5, полевка-экономка — 9,2 мин и т. д. И то, что водяная крыса может в течение довольно длительного времени держаться на воде при низких температурах, позволяет ей сравнительно благополучно переживать весенние разливы и нередко жить у воды даже поздней осенью. Характерно, что,

по данным Гертера, термотактический оптимум водяной крысы равен 28,1°, т. е. лежит несколько ниже, чем у обыкновенной (*Microtus arvalis*) и рыжей (*Clethrionomys glareolus*) полевок, у которых он соответственно равен 35,1 и 32,4°. Показательна также зависимость между упитанностью водяной крысы и способностью плавать: при температуре 14—26° хорошо упитанные зверьки плавали в среднем в 1,5 раза дольше, чем зверьки средней упитанности, а последние держались на воде примерно в 2,5 раза дольше, чем плохо упитанные. Рекорд продолжительности плавания (536 мин.) также принадлежал хорошо упитанной водяной крысе. Хорошая упитанность водяной крысы в весеннее время является, очевидно, адаптивным признаком.

Исследования С. С. Фолитарека и Н. Н. Апенкиной об охлаждающем действии воды на зверьков полезны для понимания поведения этих животных. Отнюдь не следует переоценивать приспособленность водяной крысы к постоянному контакту с водой. Хотя эти зверьки хорошо плавают и ныряют и часто добывают корм с поверхности воды, они постоянно нуждаются в возможности отряхнуться, обсушить шкурку и согреться в сухом гнезде. Этим объясняется привычка водяной крысы постоянно вылезать на выступающие из воды предметы и устраивать гнезда лишь на достаточной высоте от уровня воды, где подстилка бывает сухой. На актограммах водяных крыс видно, что в период активности зверьки очень часто возвращаются в гнездо.

Из мелких мышевидных грызунов обычна и многочисленна в пойме полевка-экономка. В некоторых районах страны, например в Воронежской области, полевка-экономка приурочена почти исключительно к кустарниковым зарослям пойменных лугов и к пойменным ольшаникам (Барабаш-Никифоров, 1946). Рядом исследователей экономка относится к видам, хорошо приспособленным к жизни в речной пойме. Экономка обитает как по берегам пойменных озер в осоковых и осоково-моховых и моховых болотах, так и среди зарослей березы, ивы и на разнотравных лугах. Большое количество ее тропинок обрывается у воды или выходит на коренной берег. Гнезда экономки располагаются на поверхности земли в зарослях березки, в наносах и неглубоких норах (Телегин, 1963). Полевка-экономка, согласно С. С. Фолитареку и Н. Н. Апенкиной (1959), покрыта густой и длинной плохо смачивающейся шерстью. У зверьков, пробывших в воде даже несколько часов, нередко вся верхняя половина тела и хвост остаются сухими. Экономка отлично ныряет. Выпущенные в воду в условиях эксперимента зверьки много раз опускаются на дно сосуда и обследуют его стенки, отыскивая выход. Под водой они держат глаза открытыми. Экономка — опытный пловец. Период беспокойства, когда зверьки много плавают и ныряют, сменяется покоем, когда они отдыхают, неподвижно лежа на воде. Плавучесть у полевки-экономки высокая: трупы погибших зверьков обычно остаются на поверхности воды.

По данным И. С. Турова (1958а), экономка в среднем плавает в течение 10 мин (от 4 до 22 мин) и может проплыть 50—60 м по спо-

койной воде. Агония (при которой сначала прекращаются двигаться передние лапки, а задние двигаются сильно, замедленно и рывками, голова часто уходит под воду, зверек фыркает и чихает, захлебывается) наступает обычно за 1—2 мин до полного оцепенения и смерти. При температуре воды 5° полевка, проплавав 5—6 мин., может вылезти на дерево, на ветку или на берег. Выбравшись на сухое место, зверек сразу же начинает чиститься, удаляя воду из шерсти. Вылезшая из воды полевка обсыхает за 15—20 мин., после чего снова способна к плаванию. Если же зверек плавает больше 8 мин., то он не может выбраться на ветку, вяло плавает вокруг нее, стараясь уцепиться и подняться из воды, но обычно погибает.

И. И. Барабаш-Никифоров (1946) приводит следующие наблюдения, характеризующие полевку-экономку как специализированный и адаптированный вид к водной среде, хотя внешних морфологических признаков такой специализации у нее не установлено. Так, потревоженные в полузатопленных полой водой стожках сена (служивших им временным пристанищем) полевки без колебания бросались в воду и легко преодолевали вплавь расстояние до 100 м, отделявшее стожок от берега. Если преследование продолжалось и на воде (например, при ударах палкой в непосредственной близости от плывущего зверька), полевка ныряла и преодолевала значительное расстояние под водой. Таким способом зверек проплывал открытое пространство в 30—35 м, отделявшее стожок от прибрежной линии затопленных кустарниковых зарослей (возможно, и среди зарослей он продолжал двигаться под водой). С какой бы стороны стожка не предпринималось преследование, полевки неуклонно направлялись только в одну сторону — к ближайшему берегу. Довольно длительное пребывание в воде и неизбежное охлаждение при столь низкой температуре не вызывало их гибели.

Несомненной адаптацией к условиям половодий является способность полевки-экономки ориентироваться на большой водной поверхности. Как пишет И. С. Туров (1958а), выпущенная на воду на расстоянии примерно в 300—350 м от берега полевка-экономка делает иногда ориентировочный круг и затем быстро направляется к темной части горизонта, т. е. к берегу или к группе деревьев. Причем если зверек выпущен между светлым, низким, покрытым прошлогодней травой берегом и группой дубов, то он направляется к более темной части горизонта. Выбранного направления зверек придерживается неуклонно.

Совершенно по-иному ведет себя в воде лесная мышь. Она плавает на одном месте кругами в 2—3 м диаметром и вскоре погибает. И. С. Туров предполагает, что сравнительно быстрое падение температуры тела животного парализует его способность к ориентировке.

О том, что и у водяной крысы и у полевки-экономки мы встречаемся с экологическими и физиологическими адаптациями к жизни в пойме, с ее разливами и холодной водой, говорят и сравнительные данные по другим видам мышевидных грызунов. При низкой температуре у з к о ч е р е п н а я п о л е в к а, по свидетельству

С. С. Фолитарека и Н. Н. Апенкиной, плавает плохо. Она быстро намокает и, делая многократные попытки выскочить из сосуда, часто погружается в воду с головой. Намокший зверек имеет низкую плавучесть. Он обычно держится вертикально, высовывая на поверхность только кончик морды, но, несмотря на это, ноздри все чаще начинают заливаться водой, и полевка вскоре гибнет. При температуре 24° и выше она намокает меньше, а после продолжительного пребывания в воде шерсть нередко бывает покрыта многочисленными пузырьками воздуха. В отличие от полевки-экономки узкочерепная полевка ныряет редко (примерно 20% зверьков). Ясно, что полевка-экономка более приспособлена к пребыванию к воде. Прежде всего это сказывается в том, что пороговая температура, определяющая удлинение сроков плавания, у полевки узкочерепной лежит на 2° выше, чем у полевки-экономки. При температуре от 16 до 21° экономка держится на воде в среднем 12,4 мин., а узкочерепная — 4 мин., при температуре от 22 до 23° соответственно 55 и 12,2 мин. и, наконец, при температуре от 24 до 26° экономка держится 179 мин., а узкочерепная полевка — 133 мин., т. е. при равных условиях узкочерепная полевка всегда значительно уступает экономке в продолжительности плавания, причем в большей степени это проявляется при низких температурах.

Очень низкой приспособленностью к водной среде обитания отличается степная пеструшка. Она нырять не умеет, быстро намокает и имеет низкую плавучесть — трупы погибших зверьков опускаются на дно или едва видны над поверхностью воды. Пеструшке, как и другим видам, отличающимся низкой плавучестью, приходится тратить много сил, чтобы удержаться на воде: она почти беспрерывно гребёт лапами.

С. С. Фолитарек и Н. Н. Апенкина (1959) при сравнительной оценке разных видов зверьков плавать принимают во внимание: 1) продолжительность плавания при низких температурах; 2) уровень температурного порога, определяющего возможность более длительного пребывания в воде; 3) продолжительность плавания при оптимальных температурах, лежащих выше этого порога.

Продолжительность плавания при низких температурах подчеркивает видовую специфичность зверьков, степень приспособленности разных видов к условиям жизни, включающим контакт с водой в течение всего безморозного периода. Первое место по этому признаку мелких среди мышевидных уверенно занимает водяная крыса, вслед за которой можно поставить полевку-экономку, полевую мышь, обыкновенную землеройку, узкочерепную полевку и домовую мышь. У видов, обладающих температурным порогом, лежащим в пределах более низких температур, значительно расширяются возможности постоянного контакта с водой. Выяснилась следующая градация (хотя исследовались и не все виды): водяная крыса, домовая мышь, полевка-экономка, полевая мышь, узкочерепная полевка и обыкновенная землеройка.

Продолжительность плавания при оптимальных температурах, лежащих выше обнаруженного температурного порога, может

иметь существенное значение при оценке вагильности видов в летнее время. Первое место в ряду по этому признаку занимает из диких видов водяная крыса, затем домовая мышь, полевая мышь, полевка-экономка, узкочерепная полевка и обыкновенная землеройка.

Характерная адаптивная особенность пойменных обитателей к переживанию разливов — большая подвижность животных. В период разлива животные кочуют внутри поймы, их популяции перераспределяются по ее территории, чему способствуют здесь многочисленные прирусловые валы, гривы, останцы и другие повышения рельефа. В очень высокий разлив 1947 г. (Бородин, 1951) хотя и покрылось водой до 99% площади поймы Оки, все же остался 31 остров общей площадью около 500 га, где животные имели возможность спасаться.

При незначительной широте поймы животное население заливных лугов может переселяться на коренные берега.

По данным И. С. Турова (1958а), на крупных млекопитающих, таких как лось, волк, пятнистый олень, из-за их большой подвижности разлив в пойме Оки не оказывает сколько-нибудь существенного влияния. Лоси, населяющие зимой лесную пойму и выходящие далеко в луга, к зарослям ив, к началу разлива обычно переходят на незаливаемые участки или на коренной берег. Иногда половодье застает лосей на небольших островках в лесу, но и в этом случае они могут спокойно переправиться на сушу. Волк и пятнистый олень в пойме р. Пры, изобилующей гривами, практически не страдают от разливов (Адольф, 1951; Бородин, 1951).

О закономерных перекочевках в дельте Волги во время разлива кабанов, лисиц и других видов животных сообщает В. Б. Дубинин (1953). Лишь часть кабанов гибнет (Слудский, 1956). Другие переселяются от взморья на более высокие острова дельты и концентрируются на возвышенных участках суши. О том, что лисам как хорошим пловцам легко удается избежать гибели в годы высоких разливов, сообщает Ю. А. Исаков (1949а).

После спада воды начинается процесс обратного заселения поймы животными. По данным И. С. Турова (1958а), лось и лисица часто уже во второй половине разлива, когда вода сильно идет на убыль, появляются на островах и гривах, переплывая или переходя вброд по мелководью отделяющие их от берега пространства воды. Автор сообщает, что в конце апреля на одном из островов, отстоящем от края разлива примерно на 1,5—2 км, были обнаружены следы лосихи с прошлогодним теленком. Лоси, видимо, пришли из леса, перебираясь с гривы на гриву, переходя вброд и преодолевая вплавь р. Пру. Пройдя немного по берегу острова, лоси вновь ушли в лес. Примерно тогда же на другом острове были обнаружены следы лисицы. Она также добралась сюда вплавь и вброд, преодолев расстояние от края разлива не менее 1 км.

Особенно интенсивный поток мигрантов в пойму отмечается после спада воды — в июне. Оттесненные паводком зверьки заселяют обсохшие участки поймы (Зыков и Карташев, 1960).

Мы говорили о массовой гибели зайцев во время разлива, но есть данные о том, что часть зайцев заранее покидает пойму ранней весной. Так, зимой 1953/54 г. на одном из окских островов их было довольно много. Однако перед самым разливом зайцы исчезли из этих мест. В конце апреля там держался лишь один линяющий русак (Туров, 1958а).

Детально описан характер поведения и миграционная активность в период разлива мышевидных грызунов и, в частности, водяной крысы. Особенности ее перемещения внутри поймы и на коренные берега зависят от характера разлива, типов поймы, ее залесенности и сельскохозяйственной освоенности (Формозов, 1947; Кондрашкин, 1948; Шилов, 1954; Яковлев, 1955; Бородин, 1951; Кучерук, Тупикова и др., 1958; Зыков, Карташев, 1960).

К адаптивным особенностям жизни в пойме относится способность многих животных, особенно мышевидных грызунов, лазать по деревьям, а также питаться замещающими кормами (корой и древесными лишайниками, соком деревьев). Как показано Н. П. Наумовым (1948, 1963) и Т. А. Адольф (1951), из мышевидных зверьков лучше переживают разливы лесные грызуны, чем луговые, что зависит от их разной способности к лазанию на деревья и кусты. Рыжая полевка, а также полевая мышь, поселившись в дуплах деревьев, голодали меньше, так как питались корой молодых ветвей, лишайниками и даже семенами из осенних запасов в дуплах. Предельная высота, на которой удалось видеть на деревьях рыжую полевку, достигала 10 м над водой. Зверьки лазали по деревьям и с большой ловкостью перебирались по ветвям. Желудки рыжих полевок в этот период были наполнены желудями (43%), лишайниками и корой (53%). Рыжие полевки, проплывая расстояние до 15 м, перебирались с одного дерева на другое (Адольф, 1951). Обыкновенные полевки и некоторые другие зверьки, оставшиеся при разливах на гривах, голодали больше и становились чаще добычей хищников (Сахарников, 1938; Бородин, 1951; Воронов, 1953; Попов, и др., 1954; Шилов, 1954; Романов, 1957 а—в; Туров, 1958а; Бородина, 1960а; Бахтигозин, 1962; Крафт, 1965).

Важную роль в жизни пойменных млекопитающих играют тальниковые заросли. Это обычные места переживания животными разливов; численность некоторых видов здесь бывает в 2—3 раза выше, чем на гривах. Многие животные используют ивняки для своего питания (Воронов, 1953).

В зависимости от степени приспособленности видов к разливам очень пестро их стациальное размещение в пойме и сезонные циклы жизни. В связи с половодьями находится и ход размножения, а также плодовитость пойменных обитателей (Формозов, 1947; Кондрашкин, 1948; Шилов, 1954; Романов, Едыкина, 1955; Кондрашкин, Кузнецова, 1957; Романов, 1957 а—в; Кучерук, Тупикова и др., 1958; Никитина, Картушин, 1958; Владимирский и др., 1963; Крафт, 1965; Соломонов, Ларионов, 1966).

Интересно, что в речных поймах Западной Сибири легко обнаружить мышь-малютку даже в годы общей депрессии числен-

ности зверьков. В 1957 г. в Молчановской пойме Оби (Томская область) при очень низкой численности мелких млекопитающих на 23 зверька, пойманных в течение месяца, приходилось две мыши-малютки (Карпов и др., 1959). В 1958 г. при такой же депрессии численности среди 19 грызунов, пойманных за два месяца в Коломинской пойме (Томская область), вновь была и мышь-малютка. Эти зверьки жили в кочкарниковых болотах, устраивая гнезда на стеблях осоки на высоте до 1 м. Такие подвесные гнезда М. М. Слепцов (1947) рассматривает как адаптацию этого вида к разливам. Мышь-малютка особенно многочисленна на Дальнем Востоке. Участки с наиболее многочисленными ее популяциями приурочены здесь к долинам рек. В местах обитания зверька даже незначительные подъемы воды рек и озер затапливают илистые почвы, но оставляют над водой высокие луговые травы. В висячих гнездах находятся в безопасности не только взрослые, но и молодые зверьки. Трава, из которой делаются эти гнезда, спасает зверьков и от вынужденной бескормицы.

Переживание многими грызунами, например, п а с ю к а м и, разливов в дуплах деревьев может рассматриваться как адаптация к жизни в пойме. В низовьях Дуная, Прута и Днепра, по наблюдениям Д. С. Айзенштадта (1950), крысы-пасюки устраивают на деревьях в период разлива гнезда по типу птичьих (рис. 21). Эти гнезда имеют неправильно шарообразную несколько сплюснутую форму диаметром 35—60 см и располагаются в развилке дерева на высоте 0,25—1,5 м от уровня воды. Построены они из свежих веточек ивы длиной 15—20 см. Внутренняя камера, где помещается от 1 до 3 крыс, выстлана листьями. Камеры имеют 1—2 выхода в основании гнезда. Из 11 осмотренных гнезд у 4 оказались в основании пересохшие ветки, т. е. старый прошлогодний материал. Подобного рода гнезда сооружаются крысами во время половодья в одних и тех же местах. Д. С. Айзенштадт отмечает, что после того как часть серых крыс была выловлена при первом осмотре, на ночь в гнезда были расставлены дуговые капканы. На шесть капканов было выловлено еще 6 взрослых особей. Такое поведение крыс во время наводнения харак-



Рис. 21. Гнездо серой крысы (*Rattus norvegicus* Berk.) в период весеннего половодья в низовье Днестра (по Д. С. Айзенштадту, 1950).

теризует серую крысу плавней как хорошо выраженный экологический тип.

К видам, достаточно хорошо приспособленным к переживанию разливов, относится в ы х у х о л ь (Красовский, 1953; Юдин, 1962, 1963). Из всех наших млекопитающих только выхухоль представляет собой типичного обитателя поймы (Бородин, 1963). По неясным пока причинам выхухоль во внепойменных водоемах не уживается. С наступлением весеннего разлива она выселяется из озер в заливаемую вешними водами пойму. Жизни выхухоли благоприятствуют невысокие плавные весенние разливы и повышенная увлажненность поймы в остальное время. Бурные высокие разливы весной и недостаточное водоснабжение летом для нее неблагоприятны.

Из адаптационных особенностей выхухоли к водному образу жизни Л. П. Бородин выделяет ее характерные морфологические особенности: лопатообразную форму хоботка, которая облегчает поиск пищи в мягком илистом грунте дна водоемов, специализацию конечностей (функция вёсел), строение и расположение волосяного покрова, его термоизоляционнную особенность, низкую гигроскопичность шерсти, строение мускулатуры. Выхухоль способна держаться на воде при температуре 0,1—5° в среднем 218 мин., т. е. намного дольше, чем большинство других видов зверьков (Туров, 1958а).

Большую специализацию к водному образу жизни, который коснулся в сущности всех его органов, в том числе и глубоких внутренних, имеет б о б р (Федюшин, 1935; Дьяков, 1959а). Бобр одинаково охотно поселяется и на крупных, даже судоходных реках, и в озерах, прудах, затонах и старицах, и на маленьких лесных речушках, и даже в канавах и торфяных карьерах. Если нет леса, то он довольствуется зарослями ивовых кустарников и отдельными деревьями. Возводимые бобрами плотины в пересыхающих или сильно мелеющих водоемах, на канавах и речках для удержания необходимого уровня воды обеспечивает возможность бобрам плавать и сплавлять по воде строительные и пищевые материалы (Федюшин, 1935). Однако бобр мало приспособлен к переживанию высоких и длительных разливов. Половодье является для него большим бедствием, особенно если разлив сопровождается ледоходом. В период разлива (Красовский, 1953) бобры спасаются на плавающих кучах хвороста, превращая их в плавучие домики. Для устройства такого убежища бобры выгрызают гнездовую камеру в середине кучи хвороста, сверху накладывают палок и слегка замазывают кровлю илом. Основание домика с выходным отверстием погружается в воду и бобры могут покидать домик и появляться в нем, не показываясь на поверхности воды. В. П. Красовский находил бобров на плавающих копнах сена, па незалитых высоких кучах дров, а также в заброшенных рыбацких землянках, построенных на высоких берегах пойменных водоемов.

Бобр сильно страдает и при зимних подъемах воды. Такие паводки в бассейне Хопра возникают при сочетании обильного количества осадков в декабре — феврале (не менее 120—130 мм) с высо-

кой среднемесячной температурой воздуха (в среднем не ниже минус 8—9°). Зимний паводок 1954/55 г. оказал решающее влияние на сокращение численности бобра хоперской колонии в 1955 г., когда по сравнению с 1954 г. поголовье бобра уменьшилось на 20,7, а количество бобровых поселений — на 8,7% (Дьяков, 1959б). Хоперский бобр страдает от зимних паводков сильнее, чем воронежский, так как здесь, на среднем притоке Дона, колебания воды обычно более резкие, а паводки более продолжительные. Из-за неблагоприятного влияния разливов бобр предпочитает селиться по неразработанным или слабо разработанным долинам лесных речек и, например, в Западной Сибири, вовсе отсутствует в поймах Оби и Иртыша. Во время разливов в пойме Оки бобр, избегая заселенных людьми возвышенностей, предпочитает держаться в перелесках. М. Н. Бородина (1960б) предполагает, что во времена, когда долины рек были облесены, разливы не носили столь бурного характера и условия обитания и расселения бобра в поймах крупных рек были совершенно иными.

Весьма несходно положение в речных долинах куницеобразных хищников. Всех представителей этого семейства по их связям с речными долинами Д. В. Терновский (1972) располагает в такой убывающей последовательности: выдра, норка (американская и европейская), колонок, горностай, ласка, солонгой, хорек светлый, барсук, соболь, куница (каменная и лесная), росомаха, перевязка. В начале этого экологического ряда стоят виды, которые тесно связаны с берегами и речным руслом — выдра и норка. Начиная со светлого хорька, связь куницеобразных с речными долинами заметно ослабевает. Заканчивается ряд перевязкой — обитателем степей и полупустынь. Жизнь ее не связана вовсе с долинами рек. Распределение отдельных видов несходно в верхнем, среднем и нижнем течении, а также по рекам разного типа (крупные, средние, малые). Пойма Оби малопригодна для обитания куницеобразных. На всем протяжении Обской долины с ней тесно связан только горностай. В верхнем течении (степная и лесостепная зоны) в пойме обитают норка и колонок. Но с продвижением на север эти хищники встречаются в Обской пойме все реже и реже. Их численность в пойме доходит до минимума в зоне северной тайги.

На рис. 22 показаны особенности распределения выдры на отдельных реках бассейна Оби, протекающих в разных географических зонах. В тундре, лесостепи и степи выдра встречается как редкий вид, заходя главным образом в нижнее течение речных притоков первого порядка; в зоне лесов, в предгорьях и в горном поясе встречаются на притоках рек всех порядков. Однако в зоне лесов она предпочитает реки второго и третьего, а в предгорьях и в горах — первого и второго порядков. В пойму самой Оби выдра, согласно наблюдениям Д. В. Терновского, заходит крайне редко, используя долину реки лишь для перекочевок.

Некоторые экологические адаптации к жизни в пойме имеет горностай. О преимущественном обитании горностая в пойме имеются многочисленные свидетельства (Лаптев, 1963). По данным

маршрутного учета, проведенного в Среднем Поволжье (Попов и др., 1954), следы горностая встречались только в пойме. Во время весеннего разлива, который обычно совпадает с периодом размножения горностая, этого зверька нам нередко приходилось наблюдать в пойме Оби, на незатопленных гривах. При разливе 1964 г. в пойме Оби в Александровском районе Томской области гнездо горностая с тремя слепыми детенышами было обнаружено 9 июня в дупле старой ивы. Самка, испуганная приближением людей, выносила детенышей из дупла и таскала их на верх дерева, где устраивала в развилках веток.

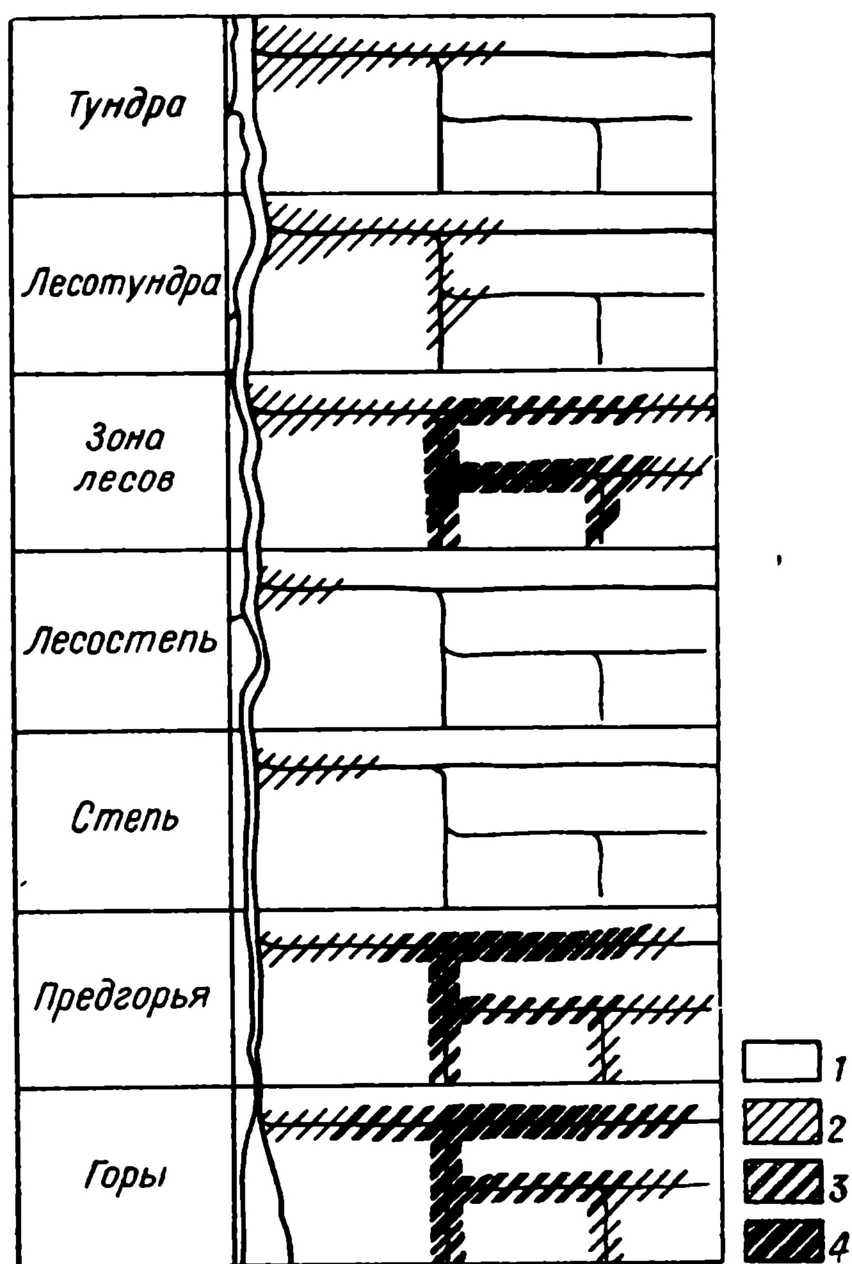


Рис. 22. Распределение выдры (*Lutra lutra* L.) в бассейне Оби по притокам I, II, III и IV порядков (по Д. В. Терновскому).

1 — отсутствует; 2 — редко; 3 — обычно; 4 — часто.

Для горностая наиболее благоприятны средние разливы, поскольку самки, выкармливающие в это время молодняк (в условиях Татарии), могут не отходить далеко от нор в поисках пищи. Низкие же и высокие разливы сказываются отрицательно, ибо они значительно ухудшают условия добычи пищи. Кроме того, во время сильного половодья часть нор неизбежно затапливается (Тихвинский, 1938).

Интересны исследования взаимоотношений и экологической дифференциации близких форм долинных обитателей, начатые Л. В. Шапошниковым и Ф. Д. Шапошниковым (1949) с изучения взаимоотношений между бобром, ондатрой и выхухолью и продолженные И. А. Шиловым (1950), Н. Н. Руковским и Н. И. Фомичевой (1960).

Тот факт, что близкие экологические виды уживаются в одном месте, служит подтверждением значительной экологической дивергенции (о взаимоотношениях хищников и грызунов в услоиях речных пойм см. Швецов, 1967).

Адаптации к условиям существования в речных поймах имеются и у птиц. Есть все основания считать адаптацией к весенним разливам способность некоторых видов водоплавающих птиц устраивать гнезда на деревьях (рис. 23) или селиться в дуплах деревьев (гоголь). Сводка данных о гнездовании кряквы в дуплах деревьев и старых вороньих гнездах содержится в статье И. С. Турова (1958а). Хотя на имеющемся в его распоряжении материале нельзя проследить четкой зависимости между уровнем разлива и выбором места для гнезд, можно сказать, что утки, размножающиеся раньше, огра-



Рис. 23. Кладка яиц кряквы (*Anas platyrhyncha* L.) в старом вороньем гнезде на осине (пойма Оби, Чаинский район Томской обл.). Фото автора.

ничены в выборе мест для гнездования и вынуждены гнездиться в дуплах и в иных возвышающихся над водой (землей) местах. Аналогичные сведения есть в работах и других авторов (Попов и др., 1954; Луговой, 1963; Владимирский и др., 1963). Заселяет дупла деревьев гоголь (Исаков, 1949а; Исаков, Распопов, 1949). Наиболее обильно была заселена гоголями по р. Мологе пойма среднего течения. Именно там достигали своего наибольшего развития дубовые леса на пойменных гривах, гоголь же в этих местах был неразрывно связан на гнездовье с дубом. Об этом говорит одно из местных названий его — утка-дубовка. Хотя дубы и занимают здесь повышенные части рельефа, весной их все же заливает полыми водами нередко до 4 м и даже выше. Это оказалось причиной высокой фаутности дубового леса. Количество дуплистых деревьев было чрезвычайно велико: 25—70% в зависимости от возраста насаждений (Иса-

ков, 1949). Подавляющее большинство известных гоголиных гнезд (50 из 53) было устроено в дуплах. Многие дупла располагались у самой земли, многие на высоте 1—4 м, выше находилось только три гнезда. Гнездились гоголи и в поваленных ветром дубах с выгнившей сердцевиной, и в дуплах стволов, спиленных на дрова, и в гнилых пнях, и в поленницах дров. Только три гнезда было обнаружено не в дуплах, а в глубине стогов прошлогоднего сена на расстоянии 40—50 см от поверхности.

Для гнездовья гоголь выбирает чаще всего участки с озером, расположенным в лесистой пойме с дубравами по берегам. Иногда он гнездится в дубравах, отстоящих от ближнего водоема за 800 м и более. Одно дупло гоголя находилось примерно в 4 км от озера. По-видимому, весной поблизости существовал временный водоем, затем пересохший. Гоголь встречался летом и на мелких лесных речках водораздельной части междуречья. Свои гнезда в дуплах осин он устраивал несравненно реже, чем в дуплах дубовых лесов поймы.

В этих местах с гоголем в гнездовании конкурировали луток, кряква и сова-неясыть. Все известные местным жителям утиные дупла заселялись утками из года в год в течение многих лет. Нередко наблюдались весной драки между самками из-за обладания дуплом.

В 1939 г. одно из дупел было занято самкой лутка, которая отложила в нем три яйца. Но гоголиха отбила это гнездо, провела полную кладку яиц, высидела их и появилась на озере с выводком из 9 гоголят и 2 лутков. В 1940 г. из прикорневого дупла была вспугнута насиживающая кряква. В гнезде оказалось 7 яиц кряквы и 6 яиц гоголя.

Гоголь охотно селится и в искусственных гнездовьях — дуплянках (Тугаринов, 1941; Исаков, 1951; Попов и др., 1954). На Рыбинском водохранилище на территории Дарвинского заповедника в 1951 г. из 467 развешанных дуплянок было заселено гоголем 134.

Интересна особенность белой трясогузки, обычного вида в пойме, устраивать гнезда при высоких разливах в речных створах-сигналах, в различных банках и ведрах, подвешенных к деревьям, в постройках человека. Эти птицы иногда устраивают гнезда в различных застрехах на пароходах и плывут по реке, что мы наблюдали с Д. В. Терновским на Оби. Известен случай, когда белая трясогузка вывела птенцов на барже, плывшей из Куйбышева в Горький (Попов и др., 1954).

Желтая трясогузка, устраивающая гнезда на земле, более зависима от разлива. Размножение этого вида в Окской пойме, несмотря на прилет во второй половине апреля, начинается лишь в мае, после схода полых вод с лугов (Туров, 1958а).

В зависимости от уровня разлива существует два типа гнезд у камышницы. Ранние гнезда устраиваются на ветвях ивняка, над водой. По спаде воды птица строит гнездо другого типа, гораздо ниже и ближе к воде (10—15 см), среди водной растительности. Ранние гнезда болотных крачек, как правило, располагаются на

старых остожьях, кучах мусора и лишь по спаде воды, в конце июня и в июле, крачки переходят к гнездованию на кочках.

Показательны также данные о береговых ласточках, которые устраивают гнезда по береговым обрывам. В зависимости от уровня воды береговушки строят сначала верхние ряды норок, потом все ниже и ниже. Откладка яиц и насиживание идет также в разное время и в различных этажах, так что в колонии можно найти и слетков и насиженные яйца. И. Б. Волчанецкий (1926) отметил интересный факт: на Волге, под Саратовом, большинство норок береговой ласточки располагается выше максимального уровня полой воды. Норы этого вида в берегах иногда идут на 1 м в глубину (Попов и др., 1954) — тоже своеобразная адаптация к условиям существования в долинах, где берега из-за подмывания водой часто обрушиваются.

Многие виды птиц, не имея постоянных адаптаций к разливам, приспосабливаются к жизни в пойме, меняя в зависимости от гидрологического режима данного года места своего обитания. При продолжительных разливах подобные виды, в том числе и водоплавающие птицы, покидают пойму и переселяются на коренные берега.

В эволюционном отношении интересен факт различной фенологии в развитии пойменных и материковых ценозов и их представителей. Своеобразные условия существования животных в речных поймах сдвигают у них сезонные и годовые биологические циклы. В пойме Средней Волги чибис приступает к гнездованию примерно на месяц позже, чем на водоразделе. То же наблюдается и у обыкновенной чайки. Лесная мышовка в пойме Средней Волги пробуждается от зимней спячки на 10—15 дней раньше, чем в лесу, где снег лежит значительно дольше (Попов и др., 1954).

По наблюдениям Ю. А. Исакова (1949а), в пойме реки значительно позже, чем на коренном берегу, наступает период размножения у грачей и скворцов. Например, 9 июня 1940 г. около с. Коприна на правом берегу Волги снег уже таял и на полях обнажились значительные площади талой земли. В грачиной колонии царило большое оживление. Между птицами происходили жестокие драки, многие пары были заняты постройкой и ремонтом гнезд. В самой деревне держалось значительное количество скворцов. В то же время на левом низменном берегу снежный покров почти нигде не нарушался первыми проталинами, в колониях, у гнезд, не было грачей, а в деревнях — скворцов.

Возможные аспекты этого явления очень разнообразны и особенно многочисленны в отношении растительности. В качестве дополнительного примера сошлемся на различную интенсивность поражения животных клещами. По наблюдениям Т. Е. Куклиной (1960), в долине р. Ангрен (Узбекистан) поражение животных клещами отмечается круглый год с чередованием отдельных видов и их фаз развития. Но если в горах наиболее высокая степень поражения приходится на весну, то в долине — на лето, позднюю осень и зиму.

АДАПТИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ В РЕЧНЫХ ПОЙМАХ

Жесткие условия, которые создаются в речных поймах для существования растений, отсеивают многие виды, мало приспособленные или совершенно неприспособленные переносить длительные разливы. А. П. Шенников (1930) утверждает, что в пойме могут устойчиво существовать лишь те растения, которые способны до месяца и более жить в воде и под водой. Виды, развитие которых не согласуется с биологическими ритмами, существующими в пойме, устраняются. Так, в пойме Волги, в окрестностях Саратова А. Д. Фурсаев (1937) несколько лет наблюдал два экземпляра *Salix viminalis* L., цветущих раньше других, когда уровень воды только поднимался. Эти экземпляры оказались занесенными сюда из других мест и не изменили цикла своего развития. Размножение и дальнейшее распространение их было невозможным, так как они заливались в цвету и не могли дать семян.

С. Илличевский (Illiczevsky, 1933) в бассейне Днепра установил связь между распространением растений и затопляемостью поймы. По его выводам, Monocotyledoneae, например, более приспособлен к влажным условиям затопляемой части долины, чем Dicotylledoneae (Monocotyledoneae — 51% от общего числа видов, Dicotyledoneae — 36%). Леса правой глинистой стороны долины р. Полтавы имеют 75 типичных лесных видов, из которых только 25 растут и в затопляемом поясе.

Элиминирующее влияние разливов, как это было отмечено С. И. Коржинским (1884), В. В. Алехиным (1925, 1951) и А. П. Шенниковым (1941), отчетливо проявляется в том, что флора заливаемых лугов гораздо беднее, чем в других сообществах. Так, по коренным берегам Волги в ее лесостепной части произрастает не менее 1200 видов высших растений, семена и плоды их попадают в пойму Волги. Однако в огромной пойме Волги встречается не более 300 видов. Следовательно, лишь около 25% местного набора видов способно жить в пойме, заливаемой ежегодно на 1—1,5 месяца. Но и из этих 300 видов большинство имеет незначительное распространение, встречается редко и только 70—80 видов оказались настолько поймостойкими, что могли сильно размножиться, образуя растительный покров поймы (Шенников, 1941).

По материалам М. В. Маркова и С. А. Марковой (1955), из 72 семейств, отмеченных в поймах Волги и Камы, 14 семейств имеют более десяти видов. Остальные 58 семейств представлены в пойме незначительным числом видов. Степень освоения пойменных условий разными семействами неодинакова и если 50% видов сем. Salicaceae, произрастающих в пределах средней полосы европейской части СССР, заходит в пойму Волги и Камы в пределах Татарии, то соответствующее участие сем. Gramineae в сложении флоры поймы достигает лишь 23,7, сем. Cyperaceae — 21,8 и сем. Compositae — 20%.

Показательны также данные М. К. Барышникова (1933, 1961), относящиеся к пойме Нижней Оби. Растительность надпойменных

террас и коренных берегов в этом районе насчитывает не меньше 200—220 видов, общее же число видов в пойме 140—150, но из них сравнительно постоянно встречаются в пойме лишь около 40 видов. Пойма Оби особенно бедна злаковыми, которых насчитывается только 15 видов, и бобовыми — 2 вида.

Выше по Оби, на отрезке Березово — Сургут (Роднянская, 1960, 1962), влияние длительных ежегодных разливов Оби выдерживают около 25—30 видов, среди них широко распространенных всего 10—15. В условиях длительного затопления наиболее низких участков Обской поймы на ее Сургутско-Березовском отрезке может существовать крайне ограниченная группа растений. Наиболее типичны для таких местообитаний на Сургутском участке осоки — водная и острая (*Carex aquatilis* Wahl., *C. acuta* L.). А на Березовском участке для типичных соров характерны полевица побегообразующая (*Agrostis stolonizans* Bess.), ситняк-игольчатый и болотный (*Heleocharis acicularis* (L), *Roem et* Schult, *H. palustris* (L) R. Br.), хвощ болотный (*Equisetum palustre* L.) и др. В связи с менее длительным затоплением грив паводковыми водами видовой состав растительности здесь более разнообразен. На гривах разной высоты преобладают такие виды, как канареечник (двукисточник) тростниковидный (*Digraphis arundinacea* (L) Trin) и вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis Langsdorffii* Trin); другие виды встречаются реже.

Близкие данные, характеризующие бедность видового состава пойменной растительности на севере и некоторое расширение его по мере движения к югу, приводят многие исследователи (Дыдина, 1961; Балаганов, 1968; Родман, 1966; Марков и др., 1955; Кербабаев, 1967).

Есть и противоположные суждения. Так, представление о бедности пойменной флоры (Фурсаев, 1937) покоится на основании далеко не прочном: не учитывается разница в площадях, занимаемых поймами и внепойменными пространствами; пойменная растительность представляет в основном один тип с более или менее однообразными условиями местообитания, и сопоставлять флористический состав ее следует лишь с одним каким-либо внепойменным типом. Если ввести необходимые коррективы и сравнить флористический состав пойм с составом любого из типов внепойменных и притом на равных площадях в одной и той же ботанико-географической зоне, то, по мнению А. Д. Фурсаева, едва ли он уступит последним в богатстве слагающих его форм.

Степень приспособленности растений к половодьям и паводкам в долиноведческой литературе уже давно выражается термином «поймостойкость».

На пойменные растения оказывает влияние не только длительность и высота разлива, но и время затопления: чем дольше затопление и чем позже спад воды, тем больше выпадает «поймоневыносливых» видов; при высокой поемности* остаются немногие растения,

* В литературе, особенно в геоботанической, различаются термины «пойменность» и «поемность». *Пойменными* лугами называются луга, расположенные на пойме, т. е. на первой современной аллювиальной террасе. Не всегда они могут быть заливными. Под *поемностью* понимается продолжительность и глубина заливания поймы половодьем, а также сроки разливов и качество полой воды (Шенников, 1941, с. 301, 347).

приспособленные к пойменному режиму. Лучше других могут сохраняться и возобновлять вегетацию растения, имеющие скрытые в земле корневища, луковицы или клубни, дающие хорошее возобновление из покоящихся почек.

Изучение и методическая обработка материалов по поемным лугам позволили Л. Г. Раменскому (1938) распределить растения в ряд по их «поймовыносливости» и отчасти по «поймолюбию», т. е. приверженности к выраженным пойменным условиям. В шкале поймовыносливости этот автор выделяет следующие классы поймовыносливости и поймолюбия: 1) относительные материковые виды; 2) слабо поймовыносливые; 3) средне поймовыносливые; 4) весьма поймовыносливые; 5) вполне поймовыносливые; 6) относительно поймовыносливые; 7) выраженно поймолюбивые.

В зависимости от поймостойкости растения в пойме занимают различные высотные уровни. В условиях Татарии «индикаторным» растением для лугов высокого уровня принята полевица Сырейщикова (*Agrostis syreistchikowii* P. Smirn.). Граница между лугами среднего и низкого уровней намечается обилием осоки степной: на лугах среднего уровня обилие осоки не превышает оценку обилия «рассеянно» (Марков, 1955б).

В. И. Шраг (1954), выделяя ряд градаций продолжительности нахождения полых вод в пойме, пишет, что короткую весеннюю поемность (менее 7 дней) выдерживает подавляющее большинство сельскохозяйственных культур, в том числе озимые зерновые. Она очень благоприятна и для большинства плодовых деревьев. Средняя поемность (7—15 дней) исключает возможность культуры озимых хлебов, но очень благоприятна для подавляющего большинства естественных и сеяных трав, а также древесных насаждений. Большинство плодовых насаждений выдерживает эту поемность. Продолжительная поемность (17—30 дней) благоприятна не для всех трав, но выдерживается широким ассортиментом древесных и кустарниковых насаждений. Садоводство исключается. Очень продолжительная поемность (более 30 дней) благоприятна для развития многих осок, а также крупностебельных главным образом корневищных злаков.

Благоприятные сроки затопления для разных видов трав определяются главным образом суммой температур полой воды в начальный период развития и зависят от характера весны. Например, для отрастания побегов тимофеевки луговой срок затопления определяется 70—80° суммарной температуры полой воды, для канареечника тростниковидного — 140—160°, а для семян тех же видов сумма температур должна быть на 20—30% выше (Хитрово, 1957).

В разных климатических условиях существуют своеобразные требования к развитию растений в пойме.

Луговые травы, произрастающие на севере в поймах Оби и Иртыша, должны обладать способностью не только хорошо переносить длительное заливание, но и успеть развиться в короткий вегетационный период после спада паводковых вод.

Такой режим (Дыдина, 1961) выдерживают здесь растения трех групп.

1. Развивающиеся в период половодья и выносящие на поверхность воды пучки или розетки листьев. Такие растения обладают быстрым темпом роста, перегоняющим поднятие воды, вплоть до периода наивысшего стояния паводка. По мере спада воды эти растения из-за неустойчивости стеблей ложатся по водной поверхности, а с уходом воды — по земле, где и укореняются и дают новые побеги. Примерами таких растений являются: канареечник тростниковидный, полевица ползучая, гречиха земноводная, чихотная трава, жеруха земноводная и бодяг розовый. К этой же группе относятся ивы, но в отличие от трав они со спадом воды остаются в вертикальном положении, не падают и не вытягиваются по поверхности земли.

2. Развитие которых начинается лишь со значительным спадом воды. Они, как и растения первой группы, обладают быстрым темпом роста, но при глубокой воде не развиваются. Развитие их начинается при слое воды не глубже 50 см и продолжается до полного спада. Ко времени полного спада воды они образуют полусформировавшийся травостой. В эту группу входит лютик длиннолистный и другие растения из группы разнотравья, выносящие длительные разливы.

3. Обладающие прекрасной семенной или одновременно семенной и вегетативной возобновляемостью, но не участвующие в формировании травостоя в годы длительных разливов. К этой группе принадлежат: вейник Лангсдорфа, мятлики — луговой, болотный и узколистный, лисохвост вздутый, пырей ползучий (см. также: Балаганов, 1968).

Когда речь идет о поймовыносливости растений в условиях южных пойм, то приходится учитывать не только способность растений переносить длительное существование в воде, но и последующий резкий переход от повышенно-влажного к повышенно-сухому периоду вегетации (Марков, 1950). Растения поймы уходят под воду в самом начале своего пробуждения и выходят из-под воды, когда весна на внепойменных участках сменяется летом. Именно этим объясняется резкий переход в жизни растений поймы от повышенно-влажного периода к сухому. Этот переход благополучно переносят далеко не все растения и он накладывает отпечаток на всю морфолого-анатомическую организацию типичных растений поймы.

Последнее особенно проявляет себя в условиях аридного климата, например в низовьях Волги. После 1,5—2-месячного, а местами и более длительного затопления на поверхности поймы создаются, по существу, условия заболачивания, что приводит к появлению здесь болотных растений (тростник, камыш, осоки и др.). Но через 1—1,5 месяца после спада воды влага в почве иссякает, грунтовые воды резко понижаются, поверхностные горизонты почвы пересыхают, создаются условия, близкие к окружающей полупустыне. Эта обстановка предъявляет к растениям новые требования — они должны переносить не только избыточное длительное затопление, но и засуху. Период недостатка влаги в почве наступает в конце лета, когда вегетация растений еще продолжается (Цаценкин, 1956).

Ксеротермический полупустынный режим послепаводкового периода в низовьях Волги Л. С. Родман (1966) считает важным фактором отбора флоры и растительности Волго-Ахтубинской поймы. Такой режим обусловливает необходимость крайне быстрых темпов развития растений после спада полых вод.

Луговые растения, черпающие влагу из верхних, сильно пересыхающих горизонтов почвы, имеют по сравнению с растениями тех же видов, выросших в условиях водораздела, более ксероморфную структуру. Что касается растений, глубоко пускающих корни и использующих капиллярно-поднимающуюся грунтовую воду, то строение их вегетативных частей несет на себе отпечаток двойствен-

ности режима поймы: прекрасное развитие их надземных частей говорит о нормальном водоснабжении растений, а большая толщина листьев и большое число устьиц на листьях являются следствием сухого периода, который в пойме закономерно приходит на смену влажному периоду первой половины лета (Марков, 1950, 1955б; Марков и др., 1955; Киреев, 1961а).

В понятие поймостойкость входит также способность растений переносить седиментацию, так как не все растения способны развиваться при ежегодном отложении на поверхности дернины наилка толщиной в 0,5—1,0 см и больше (Шенников, 1941). Мощность ежегодного отложения наилка колеблется в значительных пределах, зависит от напряжения аллювиального процесса, положения точки на профиле и также отражается на строении пойменных растений. Ежегодный нанос (Марков, 1950) закрывает слоем наилка почки возобновления растений, и типичные «поемные» растения должны обладать способностью передвигать почки возобновления вслед за наносом вверх. В разных частях поймы эта особенность растений может быть выражена по-разному. Особенно мощный аллювиальный нанос происходит в пределах прирусловой песчано-гривистой поймы и здесь могут нормально существовать только те растения, у которых способность передвигать почки возобновления вслед за наносом выражена очень хорошо. В центральной пойме мощность аллювиального наноса в среднем невелика (2—3 мм) и естественно, что здесь могут нормально развиваться растения и с менее резко выраженной способностью регулировать глубину залегания почек возобновления. Тем не менее, даже в центральной пойме обильно представлены растения, способные перемещать почки возобновления вслед за наносом.

Как показали исследования О. В. Хитрово (1957), в пойме р. Яхромы отложение наноса слоем 2—4 мм обогащает почву, повышает продуктивность луга на 30—50% по сравнению с его участками без наносов и не задерживает весеннего оживания растений. Слой ила в 5—7 мм замедляет развитие растений на 1—2 недели, а в 2—4 см вызывает отставание в развитии на целый месяц; при мощности отложений больше 8—10 см погребенный травостой не в состоянии пробиться и луг покрывается густым ковром однолетних сорняков, семена которых приносятся полой водой.

Среди пойменных растений четко выделяются группы по степени их выносливости к отложению наилка. У злаков и бобовых эти группы следующие: 1) растения мощного аллювия — растут в обилии там, где откладывается ежегодно слой в 2—5 см суглинистого наилка — костер безостый, канареечник, пырей ползучий, отчасти лисохвост; 2) растения умеренного аллювия — в обилии встречаются на участках поймы, где весной откладывается наилка 0,5—2 см — тимофеевка и овсяница луговая, лисохвост, клевера — красный, ползучий, гибридный (шведский); 3) растения слабого аллювия — более обильные на участках поймы с наилком мощностью 1—5 мм — овсяница овечья, полевица обыкновенная, чина луговая, лядвенец рогатый и др. (Карасев и др., 1941; Сенокосы и пастбища, 1969).

Седиментация таким образом определяет подбор видов и распределение их по профилю поймы в зависимости от мощности и механического состава аллювия. В Волго-Ахтубинской пойме большинство наиболее широко распространенных растений Л. С. Родман (1966) относит к группе «мощнонаносных», развивающихся при мощности наилка 2—5 см в год.

Наличие форм, способных переносить разливы и отложение наилка, говорит о формообразующем воздействии половодий в условиях речных пойм. Поемность справедливо относят к главнейшим факторам в процессе формирования флоры (Cajander, 1909; Виленский, 1918, 1926; Шенников, 1930; Фурсаев, 1934; 1937; Барышников, 1933; Грушевицкий, 1947; Марков, Маркова, 1955; Алехин, 1951).

А. Д. Фурсаев (1934, 1937), специально занимавшийся вопросами видообразования в условиях пойм, подчеркивает, что динамика воды является фактором селекционным, отбирающим для поселения на поемных местах только виды, могущие либо пережить в той или иной форме заливание, либо уложить весь цикл своего разития до затопления или после спада воды.

Переживают затопление различные виды по-разному, и в этом отношении флору поймы Волги А. Д. Фурсаев разделяет на несколько типов: 1) отмирающие — *Rumex acetosella* L.: 2) отмирающие целиком в надземной части — *Tournefortia sibirica* L., *Agropyron repens* L.; 3) теряющие листву, но сохраняющие весь стебель с живой верхушечной почкой. После спада воды они идут в рост — *Euphorbia uralensis* Fisch, *Cynanchum acutum* L. и др.; 4) образующие подводные формы, способные после спада воды либо образовать воздушные формы (*Butomus umbellatus* L.), либо перестроиться и продолжать существование с теми же органами, которые были подводными. К последнему типу А. Д. Фурсаев относит *Lysimachia nummularia* L., *Nasturtium brachycarpum* Cam., *Cratiola officinalis* L. Между этими типами имеются переходные формы, в результате чего растительный покров поймы развивается с весны до конца сезона.

Приспособление растений к своеобразным условиям поймы реализуется, по А. Д. Фурсаеву, различными путями — либо вид поселяется на повышенных местах, не подвергающихся продолжительному заливу водой, либо развивается в доразливный или послеразливный период, либо, наконец, растение может без значительного понижения жизненности пережить затопление. Но даже при заселении малопоемных участков требуется акклиматизация растений, так как климатические и эдафические условия существования оказываются иными в пойме по сравнению с внепойменными пространствами.

В речных поймах формирование растительных организмов начинается с изменения в них физиологических процессов (Маркова, 1955).

Оказалось, что большинство злаков, встречающихся в пойме—костер безостый, мятлик луговой, овсяница красная, полевица белая, мятлик болотный — есть и на водораздельных участках. Даже типичные степные злаки (типчак и ковыль) встречены в пойме. Одни из этих злаков обильнее встречаются в пойме,

другие — на водоразделе, третьи — обильно и в пойме, и на водоразделе. С. А. Маркова предположила, что накопление органического вещества, а в связи с этим рост и развитие растений одного и того же вида злака происходят по-разному в зависимости от того, растет ли растение в пойме или на водоразделе и в случае перенесения растений поймы на водораздел специфика их роста и развития должна так или иначе проявиться. Для изучения некоторых видов злаков поймы и водораздела она ставила опыты с проращиванием семян на разных субстратах и при разной температуре. Объектами изучения были виды, распространенные в пойме и вне поймы, и притом особенно ценные в хозяйственном отношении: костер безостый, мятлик луговой, овсяница луговая, овсяница красная, пырей ползучий, мятлик болотный, лисохвост луговой.

Наблюдения за ростом и развитием растений поймы и водораздела позволили С. А. Марковой подметить следующие закономерности. *1.* Злаки поймы и водораздела растут и развиваются по-разному и эта разница наблюдается с момента всходов до плодоношения. *2.* Внепойменные злаки в большинстве случаев дают более дружные всходы, чем пойменные, у которых период всходов растянут на более продолжительный срок. *3.* Пойменные злаки растут энергичнее водораздельных и образуют более мощные побеги. *4.* Большая мощность побегов пойменных образцов связана с большей мощностью их корневищ. *5.* Пойменные растения кустятся слабее водораздельных. *6.* Наряду с большей энергией кущения внепойменные злаки имеют большее количество генеративных побегов. *7.* Внесение удобрений усиливает энергию побегообразования, причем внепойменные образцы реагируют на удобрения сильнее пойменных. *8.* Процесс старения протекает быстрее у злаков водораздела — об этом говорит большой процент убыли количества побегов на пятом году жизни; у растений водораздельных семенная продуктивность с возрастом падает быстрее, чем у пойменных.

Сравнительное изучение злаков поймы и водораздела в отношении всхожести и энергии прорастания семян, характера роста и развития побегов, семенной продуктивности, фенологии, реакции на затопление показало, что условия среды накладывают определенный отпечаток на внутреннюю и внешнюю организацию растений, причем специфика пойменных растений в первую очередь выражается в изменении типа обмена веществ.

Физиологические адаптации растений к условиям жизни в пойме отражаются и в изменении их химического состава. Так, у овсяницы луговой, мятлика узколистного, клевера лугового, пырея ползучего и лисохвоста лугового, произрастающих в пойме Оби, отмечено пониженное содержание жира, у большинства (кроме овсяницы луговой) снижено также содержание золы и безазотистых экстрактивных веществ; содержание клетчатки у всех видов и золы у клевера лугового значительно выше, чем у трав других местообитаний (Пеньковская, 1963а).

Адаптивные признаки долинных растений проявляются также в характере накопления и концентрации хлорофилла в листьях. Так, у горных растений самая высокая концентрация хлорофилла наблюдается в утренние часы и вечером, а в полдень — самая низкая. У растений в долине колебание концентрации хлорофилла

обратное: самое высокое в полдень, а самое низкое — утром и вечером (Wieckowski, 1957).

Среди адаптаций растений к специфическим условиям жизни в поймах интересно отмеченное (Маркова, 1955; Мяло, 1960; Дыдина, 1961) усиление и преобладание у пойменных растений вегетативного и подавление генеративного размножения. Перенесению растениями механического воздействия течения при разливах способствует безлистный, ацикулярный тип некоторых видов, например, у болотницы *Heleocharis* (Беклемишев, 1956).

На рис. 24 приводятся примеры изменений растений в связи с половодьями.

Примеры приспособлений растений к длительному (до 2 месяцев) половодью на Днепре приводит Н. Г. Холодный (1949). При длительном пребывании под водой вербейник лежачий (*Lysimachia nummularia* L.) имел вполне здоровый вид. От обыкновенного наземного он отличался более длинным стеблем, иногда достигающим 50—60 см, наличием боковых ветвей и меньшими размерами листьев. Ветви водных форм, по-видимому, развивались из почек, которые при наземных условиях дали бы цветы. Особенно интересный метаморфоз испытывают у некоторых особей устьица, замыкающие клетки которых превращаются в обычные клетки эпидермиса. Эти наблюдения привели к выводу, что у современной сухопутной формы L. *nummularia* имеются некоторые черты организации, делающие возможным появление новой формы этого вида, приспособленной к обитанию в воде. По мнению Н. Г. Холодного, весьма вероятно также, что у предков современных водных растений и растений-амфибий некоторые их особенности приспособительного характера возникли как резкая ответная реакция на действие водной среды и в дальнейшем были закреплены и усовершенствованы естественным отбором.

Изменения морфологических признаков у канареечника в пойме Нижней Оби описывает Р. А. Дыдина (1961). В годы половодий листья у него не распределяются, как обычно, равномерно по всему стеблю, а сосредоточиваются по 3—5 в пучке на верхушке стебля. Этот пучок листьев возвышается над водой на 20—50 см. Кроме надводных листьев имеются отмершие или пожелтевшие, погруженные в воду и разобщенные необычно длинными междоузлиями.

Наибольшее среднее число листьев на одном стебле (11,1) вместе с пожелтевшими и отмершими и наибольшая длина метелок наблюдались у канареечника на глубине 140—155 см, однако наибольшее число зеленых листьев (5,7) имелось на глубине—до 60 см. Наибольшая длина листьев (28,2 см) была на самых глубоких местах—до 185 см. С прибылью воды и ростом канареечника листья, погруженные в воду на 50 см и глубже, отмирают (сгнивают). Из узлов на стебле еще в воде образуются корни до 8—10 см длины, которые своей формой напоминают куриное хвостовое перо. После спада воды они укореняются в почве, изменяют свою форму, образуя сначала на поверхности почвы сетку, а затем с углублением принимают обычный для корней канареечника вид. Одновременно из узлов стеблей развиваются новые надземные побеги (перпендикулярно лежащим стеблям), несущим обычные листья, равномерно распределенные по стеблю. Эти побеги достигают высоты 40—50 см и составляют лучшую часть укосной массы. Изменения в морфологическом строении под влиянием длительных и высоких разливов Р. А. Дыдина отмечает и у других растений той экологической группы, которая не прекращает развития в период половодья.

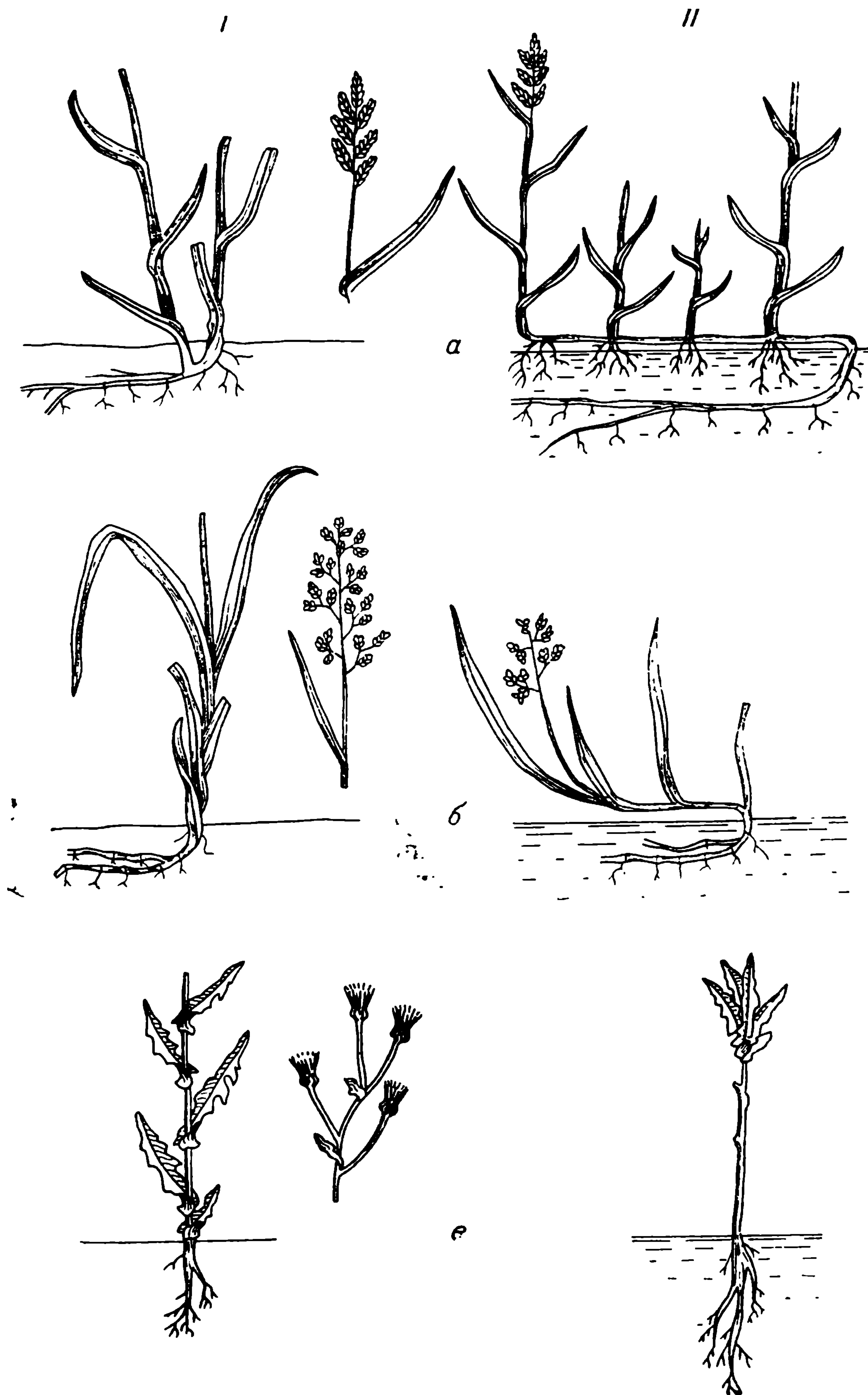


Рис. 24. Морфологические изменения растений в период половодья (по Э. Е. Роднянской, 1962).

I — развитие вне зоны затопления; II — в зоне затопления; *а* — канареечник; *б* — манник водяной; *в* — осот полевой.

У горца узловатого (*Polygonum nodosum* Pers.) вытянутость междоузлий при затоплении (Пробатова, 1969) достигает 32 см, т. е. в 4—5 раз превышает их обычную длину. Число же междоузлий остается неизменным. Под влиянием пребывания в воде восстанавливается активность перимедуллярной зоны сердцевины, что и ведет за собой разрастание междоузлий. Играет роль и кора погруженного

стебля. Вставочный рост горца Н. С. Пробатова считает явлением редким, вызванным продолжительным затоплением растений в период формирования соцветий. К моменту затопления генеративные органы растения оказываются под водой, и растение продолжает вегетацию, несмотря на мощный разлив.

Своеобразны пути морфологических адаптаций растений в речных долинах Средней Азии. Пролегающие в пустынной зоне долины отличаются (Русанов, 1947) колоссальным и нередко весьма быстрым переотложением речных наносов, что связано с особой неустойчивостью и непостоянством речных русел, которые кочуют по широким просторам неустановившихся долин. На растительность в местных долинах влияет интенсивная изменчивость влажности почв и большая сухость воздуха, поскольку весенние разливы выражены слабо. Характерная черта среднеазиатских рек — наличие летних разливов.

Анализ флористического состава долинной растительности показывает, что здесь обитают растения, для которых не страшно глубокое заиливание. После погребения (почти нацело) в глубоких речных наносах они снова выходят на поверхность и продолжают дальнейшее развитие. Для всех этих растений характерна одна общая биологическая особенность — способность легко укореняться любой частью стебля. Они легко образуют прибавочную корневую систему, которая, постепенно развиваясь, принимает на себя функции питания и водообеспечения в дополнение или взамен функций глубоко погребенных корней.

У кендыря имеются экземпляры, погребенные в толще речного наноса мощностью до 120 см, отложенного единовременно. При этом вершины стеблей, остававшиеся на поверхности наноса, укоренились, образовали на глубине 10—15 см под поверхностью наноса новый ярус корней, а на поверхности развили новые ~~мощные кусты.~~ Такими же особенностями отмечены *Saccharum spontaneum* L., *Phragmites communis* Trin, *Calamagrostis dubia* Bgc. и *C. pseudophragmites* Koel., также способные давать мощные прибавочные корни в узлах стеблей-соломин и таким образом выходить из толщи наносов на поверхность. Описываемой особенностью обладают и *Glycyrrhiza glabra* var. *glandulifera*, а из древесных и кустарниковых — *Elaeagnus angustifolia* L., виды *Salix*, *Lycium*, *Halimodendron argenteum*, *Rudus caesius* L., *Clematis orientalis* L.

Самое распределение этих растений по профилю долины и формирование в растительные группы зависит от описанной биологической особенности их. Они занимают низменные, наиболее влажные пространства, способные принять все новые и новые наносы паводков. Долинные виды, не обладающие этой особенностью, занимают места более высокие со сложившимся уже не растущим вверх рельефом. Таковы тополя туранга и питта (*Populus diversifolia* Schrenk, *Populus pruinosa* Schrenk), таков *Erianthus purpurascens* Anderss, а также все солянки, появляющиеся на свежеобразующихся солончаках в более повышенных периферических частях долины. Эти растения не могут быть вполне отнесены к пойменным, хотя иногда они еще заливаются водами паводков, но, находясь на относительно высоком уровне поперечного профиля долины, вовсе не получают наиливания или же оно здесь весьма ограничено.

Насколько гибельно наиливание для растений, не приспособленных к нему, видно из следующих примеров. В условиях среднего течения Амударьи весьма характерны «кладбища» — усохшие заросли *Erianthusa*. Одну из основных причин их гибели Ф. Н. Русанов видит в необычайно тяжелом заиливании кустов, развивающихся на неподходящих для них местах.

Второй особенностью растительности среднеазиатских рек, связанной со спецификой их экологии, Ф. Н. Русанов считает поведение водопогруженной растительности. Местные реки всегда мутноводны. Масса ила делает речную воду настолько мутной, что количество света, проникающего в воду, оказывается недостаточным для развития погруженных растений. Ил, осаждающийся на листьях погруженных в воду растений, мешает их физиологическим отправлениям. В результате здесь отмечается весьма бедная водная растительность и развивается она в местах с замедленным течением и осветленной водой. Таким образом, пустынность среднеазиатских долин простирается даже до дна рек.

Третья особенность среднеазиатских долин — интенсивное влияние на их растительность пустынного климата. В определенные моменты долинная растительность чувствует на себе резкое влияние сухости и жара пустыни. Одна из характерных особенностей морфологии некоторых долинных видов растений, как отмечает Ф. Н. Русанов,— значительное усиление их ветвистости. Так, у амударьинского кендыря — *Apocynum scabrum* Russan обычно появляются ветви до пятого порядка, а нередко до седьмого и даже до восьмого. То же наблюдается у *Glycyrrhiza glabra*, *v. glandulifera*, *Elaeagnus angustifolia* Z., *Populus pruinosa* Schr. и *P. diversifolia* Schr. и других родов и видов. Это многократное ветвление объясняется присушивающим влиянием горячих и сухих ветров на растущие верхушки ветвей, что стимулирует рост расположенных ниже спящих пазушных листовых почек.

Масса мелких, быстро теряющих всхожесть семян тугайных растений, попадая на влажный субстрат, быстро прорастает и образует иногда обширные заросли сеянцев. При этом часто свежие береговые отмели размываются и исчезают, но это не несет гибель всем находящимся на них сеянцам.

Ф. Н. Русанов подметил, что сеянцы тамариска, плавая на поверхности воды, могут оставаться в течение недель невредимыми. Этому благоприятствуют обильные восковые выделения, имеющиеся на их листочках и стеблях.

Четвертая особенность растений долинных местообитаний — ярко выраженная частота отдаленной гибридизации. В условиях среднеазиатских долин одна из причин межвидовой гибридизации растений, по мнению Ф. Н. Русанова,— быстрая смена экологических условий долинного комплекса местообитаний, что способствует территориальному сближению видов определенных родов. Луговые типы сближаются с солончаковыми, влаголюбивые мезофитные — с ксерофитными и т. п. В результате местные долины изобилуют межвидовыми гибридами, *Apocynum lancifolium* Russan., обитающий в пойме долины р. Или, гибридизирует с *Apocynum pictum* Schrenk, обитающим на периферийных долинных солончаках. Пойменные *Tamarix ramosissima* Ledeb. и *T. Hohenackeri* Bgl. гибридизируют с солончаковыми. *T. hispida* Willd. и *T. leptostachys* Bgl., Statice spicata гибридизируют со Statice leptostachya Boiss и т. п.

В пойме Амударьи, по данным Б. Б. Кербабаева (1967), солодка — основное растение джангилей — в период разлива (в июле) уже плодоносит. Этот вид с трудом переносит затопление: на части своего стебля и побегах, оказавшихся под водой, сбрасывает листья, а все растение в случае полного затопления даже отмирает. Длительная летняя поемность объясняет «гигантизм» джангильной растительности.

Формирующее воздействие разных речных долин на растительность различно и связано прежде всего со степенью разработки долин. По мнению А. Д. Фурсаева (1937), для мелких рек с неразработанной долиной и в отсутствии продолжительной поемности оно незначительно *. Здесь играют роль большие возможности для смешения флор пойменной и внепойменной. Эндемичность форм в составе флоры таких рек меньше, чем в поймах крупных рек. А. Д. Фурсаев пишет, что его знакомство с флорой притоков Дона — Хопра и Медведицы — не позволяет говорить о ясно выраженных эндемах малых рек, хотя во флористическом отношении они богаче больших рек. Условия местообитания в верховьях крупных и мелких рек одинаковы. Вследствие этого наибольшее разнообразие форм и

---

* Особняком, очевидно, стоят долины горных рек, для которых (Грушевицкий, 1947), особенно присущи признаки, характерные для районов интенсивного видообразования: резко выраженные колебания климата; большая мозаичность и разнообразие местообитаний, отличающихся по климату, почвам и растительности; изменчивость жизненных факторов; наличие свободных экологических ниш для вселяющихся в долину форм и для форм вновь возникших; наличие изолирующих факторов и др.

наиболее интенсивный процесс видообразования следует искать, по его мнению, в некотором среднем отрезке течения реки, где подъем воды оказывается наибольшим. Новые формы, по данным А. Д. Фурсаева, образуются не с одинаковой интенсивностью на разных частях широтного строения поймы. Упоминаемые автором эндемы поймы Волги характерны для элементов рельефа средней высоты. Видимо, это явление не случайно: именно в этих условиях воздействие разлива оказывается наиболее значительным. Видовой состав пониженных мест слагается из тех гидрофитов, на которые действ большого количества воды и, может быть, залива оказывается меньше. Повышенные места, по существу, имеют не пойменный характер и поэтому на них едва ли можно ожидать большого количества специфичных форм.

А. Д. Фурсаев обосновывает тезис о независимости развития флор в поймах отдельных рек, что и приводит к формированию в них своих собственных эндемов, происшедших от одной и той же исходной формы. Пример подобного расхождения флоры — *Plantago intermedia* Gilib. По гербарным материалам с Печоры она довольно хорошо отличается от волжских форм как по количеству семян в коробочке, так и по характеру плода, который у *Plantago* с Печоры вздутый, шаровидный,с большим количеством семян в коробочке (в среднем 42). Между тем *P. intermedia*, свойственная вообще пойменным площадям, имеет в Западной Европе в среднем в коробочке 18 семян, у волжских — 24—30, а у форм из некоторых заволжских лиманов даже около 50. А. Д. Фурсаев предполагает, что к указанному расхождению привела изоляция отдельных местонахождений. Он считает безусловным, что заселение пойм шло в результате поселения в них представителей внепойменной флоры. Этот процесс, по его словам, продолжается и в настоящее время. Таково расселение в пойме Нижней Волги *Amaranthus albus* L. и др.

Сходные взгляды на пути формирования пойменных эндемов излагаются М. В. Марковым и С. А. Марковой (1955). Возникновение таких форм в волжской пойме эти авторы также связывают с заселением поймы внепойменными видами растений, проникающими в пойму по мере освобождения пойменной террасы из-под леса и по мере возникновения на ней заливных лугов. Известную роль при этом играет и заселение внепойменными растениями открытых речных наносов. Под влиянием специфического экологического режима поймы природа растений, проникших в нее с внепойменных территорий, изменялась. Однако лишь очень редко эти изменения приводили к возникновению новых видов. Значительно чаще у зашедших в пойму видов вырабатывались специфические типы развития, отвечающие требованиям пойменного режима.

В заключение укажем и на наличие у значительной части видов растений большой экологической пластичности в условиях пойменного существования. Примером этого является расширение экологического ареала отдельных пойменных видов. Так, гречиха земноводная, калужница и жеруха земноводная, обычно встречающиеся на сильно переувлажненных местообитаниях, в пойме

Нижней Оби, по наблюдениям Р. А. Дыдиной (1961), распространены одинаково широко как на переувлажненных почвах, так и на сухих гривах. То же отмечено у осоки водяной и острой, болотницы болотной и ситника нитевидного.

В годы длительных разливов происходит сдвиг экологических ареалов растений, их ассоциаций и целых формаций по мезорельефу. В первый сухой год с нормальным разливом наблюдается обратное явление — перемещение растительности с более высоких на более низкие уровни.

В речных поймах особенно жесткий отбор по поймостойкости идет среди древесных пород. Характерно преобладание в поймах травянистой растительности над древесной. Некоторые участки пойм, где разливы бывают очень продолжительными (например, Нижняя Обь и Иртыш), отличаются почти полным отсутствием древесной и кустарниковой растительности вне прирусловых грив (Барышников, 1961; Дыдина, 1961). Р. А. Дыдина (1961) в районе Ханты-Мансийска наблюдала на пойменном лугу молодую 1—2-летнюю поросль березы, осины и ели, появившуюся в годы малых разливов на гриве. В первый же год длительного разлива вся поросль и всходы этих деревьев погибли в фазе начала распускания листьев; полураспустившиеся листья после схода воды были заилены, пожелтели, затем засохли или частично сгнили и уже больше не отросли. Глубина заливания на гриве доходила до 50 см, а продолжительность заливания равнялась 35 дням.

Одно из первых детальных исследований влияния продолжительности затопления на древостой в поймах принадлежит П. М. Санько (1940). Ею показано несходное влияние затопления на разные породы деревьев и что решающее значение для роста и существования деревьев имеет высота стояния горизонта воды над корневыми шейками деревьев. Наибольшей устойчивостью к затоплению (это подтверждено многими авторами) обладает ива, что определяет ее широкое распространение в речных поймах. Так, ивняковые заросли занимают около 15% площади поймы Волги и 60% площади всех древесных и кустарниковых пород*. Доминирование ивняков в пойме как по занимаемой площади, так и по многообразию видов объясняется чрезвычайной выносливостью и экологической гибкостью ивняков по отношению к физическим условиям поймы. Ивы влаголюбивы, хорошо переносят временное затопление, нетребовательны к почвам, свету, теплу и достаточно ветроустойчивы. Они встречаются по всему рельефу поймы, но их основная масса сосредоточена в низинных местах (Воронов, 1953).

Нижнеднепровская форма ивы белой может безболезненно выдерживать периодически повторяющиеся затопления длительностью до 7, а многие экземпляры даже до 18 месяцев. В отличие от других древесных пород ива белая способна давать в условиях регулярных

---

* Данные о площадях, занимаемых ивняками в поймах рек европейской части СССР (бассейна Волги, Урала и др.), приводятся И. Р. Морозовым (1936), в пойме Оби — Э. Н. Бокком (1968).

затоплений удовлетворительный прирост по высоте и диаметру. Донская форма ивы белой обладает способностью переносить затопление до 4,5 месяца в год.

Показательно также, что ивы являются первыми поселенцами при формировании речных пойм. Таковы в бассейне Миссури (Weaver, 1960) *Salix amygdaloides*, *S. nigra*, а также канадский тополь *Populus sargentii*, вслед за которыми уже селятся на песках ильмы и др.

Сложные конкурентные взаимоотношения существуют между двумя видами ив и тополем при их совместном развитии (Shelford, 1954). Имеются между ними различия в темпе роста. До 18-летнего возраста ива и тополь растут приблизительно с одинаковой скоростью. Затем ива отстает в развитии, а тополь продолжает энергично расти еще 10—20 лет. Вполне выросшая ива — это дерево, которое образует корни по всей длине стебля, проходящего через наносы песка.

Относительно устойчив к затоплению осокорь. В условиях Нижнего Днепра осокорники выдерживают без существенного снижения прироста регулярные затопления длительностью до 3—3,5 месяца. При более продолжительных затоплениях заметно притупляется рост и увеличивается отпад неустойчивых экземпляров. При затоплениях до 6 месяцев и более за 2—3 года происходит полное отмирание древостоя. В пойме Дона осокорники выдерживали затопления длительностью не более 2—2,5 месяца (Ореховский, 1962).

При мощном слое напоса, когда аэрация сильно ухудшается, осокорники не только не погибают, а наоборот, проявляют, по словам Н. С. Шингаревой-Поповой (1935), удивительную приспособляемость к новым условиям существования. У поверхности нового наноса осокорь дает от ствола новую корневую систему из обильных тонких горизонтальных корней. В случае последующего небольшого наноса эти корни, разрастаясь, продвигаются к поверхности почвы; при повторении же большого слоя наноса от засыпанного ствола образуется новый ярус горизонтальных корней. Таким образом, при повторяющихся заносах осокорник приобретает многоярусную корневую систему (рис. 25).

Но в речных поймах многие виды древесных пород вовсе не приживаются. Например, весьма характерно отсутствие в пойменных лесах Сибири лиственницы, которая встречается здесь лишь в виде примеси. Почти не попадается и лиственничного подроста. В то же время на террасах, непосредственно граничащих с поймой, лиственница преобладает. На регулярно затопляемых паводками бечевниках и других открытых элементах поймы крупных рек Южной Якутии лиственница не произрастает, но молодняк сосны встречается даже на участках, захватываемых ледоходом. Возможно, что всходы лиственницы смываются паводками, но это не объясняет отсутствия подроста ее там, где паводки не всегда заливают поверхность поймы (Поздняков, 1955).

По отношению к затоплению все древесные растения М. В. Лобанова (1955) разбивает на три группы:

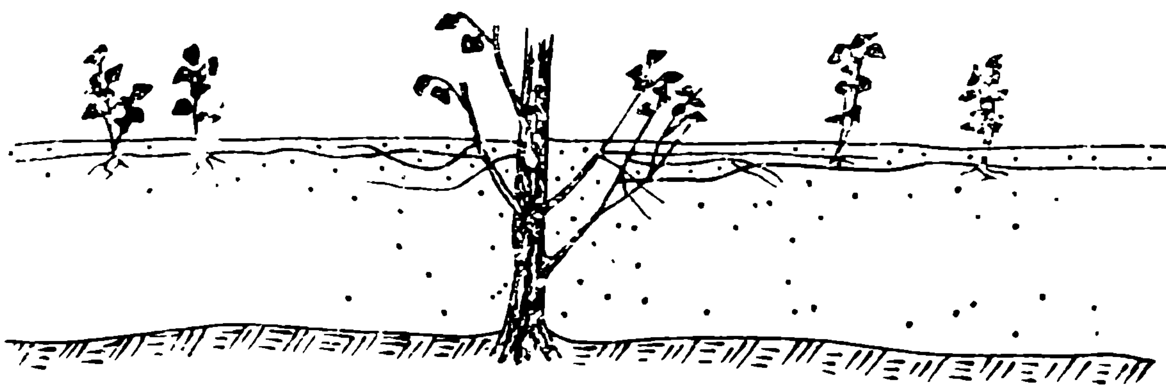


Рис. 25. Появление корней и отпрысков на ветвях осокоря, засыпанных песком (по Н. С. Шингаревой-Поповой, 1935).

I. Растения продолжают свой рост под водой — увеличивается длина веток, распускаются почки (*Salix acutifolia* Willd., *S. triandra* L.) или рост растения прекращается, но под водой сохраняются распустившиеся почки, способные к дальнейшему росту в нормальных условиях вне воды, благодаря чему затоплявшиеся растения быстро догоняют незатоплявшиеся (*S. cinerea* L., *S. viminalis* L.).

II. Растения в воде прекращают свой рост, распустившиеся почки гибнут, но почки, не тронувшиеся в рост, сохраняются и позже, в нормальных условиях (вне воды) дают молодые побеги. Сюда относятся дуб и вяз с водораздела и поймы. Если сравнивать отношение к затоплению дуба и вяза, то дуб оказывается более стойким, легко переносит затопление на 10—20 дней.

III. Растения прекращают свой рост под водой. После затопления на 10—20 дней набухшие или распускающиеся почки становятся вялыми, цвет их меняется с коричневого на серый, почки легко отпадают. Распустившиеся листочки меняют цвет с зеленого на бурый и легко отпадают. Поэтому в регулярно заливаемой пойме не произрастают такие деревья, как клен, рябина, береза.

Устойчивость древесных и кустарниковых пород к затоплению подразделяется Ю. П. Бялловичем (1957) на подготовленную, т. е. возникшую в результате постепенного, начиная с молодого возраста, приспособления растения к постоянно действовавшему неблагоприятному режиму, и на неподготовленную, проявляющуюся при внезапном возникновении неблагоприятного режима. Подготовленная устойчивость к затоплению намного выше, чем неподготовленная. Так, сосна обыкновенная, имеющая подготовленную устойчивость, сохраняет бонитет в условиях 2-месячного затопления (пойма Припяти); неподготовленная же устойчивость сосняков настолько низка, что нередко они гибнут даже от одного только необычно высокого подъема грунтовых вод. Выяснилось, что виды, наиболее устойчивые к частичным затоплениям, лучше других выдерживают и полные затопления. Во всех случаях длительного полного затопления оно каждый год начинается при еще холодной воде до распускания у растений листьев; иначе говоря, происходит вневегетационное затопление. Этим обусловливается устойчивость растений к затоплению.

Подавляющее большинство древесных пород умеренного пояса (кроме приуроченных к пустыням и горным склонам) выдерживает

длительные затопления и объясняется это приспособленностью пород, произрастающих на равнинах (и на дне горных долин), к условиям недостаточной аэрации почвы. Подобная точка зрения согласуется с тем, что специфические приспособления к затоплению (образование «воздушных» и водных корней, выросты аэренхимы из чечевичек, пересыщение ствола водой для уменьшения избыточной плавучести) встречаются только у немногих пород, а такие более распространенные приспособления, как сильное развитие воздухопроводящих тканей в стволе и в корнях, способность к образованию обильных придаточных корней при погребении ствола и позднее появление листьев, конечно, не специфичны для условий затопления.

Неблагоприятное влияние затопления на древесную растительность объясняется отсутствием или резким снижением содержания кислорода (Зеленько, 1968). В пользу этого предположения автор приводит следующие факты: 1) усвоение солей растением тесно связано с поглощением кислорода и при его отсутствии у аэробных организмов подавляется метаболический путь поглощения солей; 2) кислорода в почвенном воздухе в преобладающих случаях больше, чем в воде; 3) устойчивость растений к затоплению падает по мере увеличения температуры и уменьшения интенсивности перемешивания воды, т. е. по мере уменьшения содержания кислорода в воде. Таким образом, в устойчивости древесных пород к затоплению основное значение имеет продолжительность и степень анаэробиоза. Продолжительность затопления не всегда совпадает с длительностью анаэробных условий в почве. Экологические и физиологические исследования деревьев и кустарников амазонских лесов показали, что их рост задерживается из-за невозможности фотосинтеза в листьях, погруженных в воду. В таких лесах почти нет низкорослых деревьев и кустарников, целиком заливаемых водой во время длительного разлива. Ксерофитные признаки в строении листьев объясняются не физической или физиологической сухостью, а необходимостью защитить листья, погруженные в воду, от вымывания (Gessner, 1968).

К числу важных экологических факторов онтогенетического развития древесных растений в пойме кроме половодий следует отнести, вслед за А. П. Нечаевым (1956), почвенный субстрат, так как он сильно изменчив в пределах индивидуальной жизни одного поколения растений. Древесная растительность в пойме эволюционировала в соответствии с темпами изменения субстрата.

То, что подавляющее большинство широко распространенных древесных растений относится к раннецветущим, можно считать их приспособительным признаком к жизни в пойме. В условиях сравнительно позднего оттаивания пойменного субстрата и быстрого его изменения в течение вегетационного периода это имеет большое значение, так как при раннем отцветании создаются возможности для быстрого и раннего созревания семян. К числу биологических приспособлений относится обильное плодоношение древесных пород в пойме и анемохория у большей части древесных видов поймы. Последнее обеспечивает занос семян на подходящий субстрат и их

отбор в пойме. Все деревья и кустарники поймы обладают весьма быстрым ростом в первые годы жизни и особенно в начальный период развития. Это также важное биологическое приспособление к условиям поймы, так как медленно растущие деревья и кустарники не могли бы заселить и закрепить постоянно перемещающийся пойменный субстрат (Нечаев, 1956).

В литературе по лесоводству сравнительно немного работ, в которых бы освещались результаты эволюционного отбора и формообразования древесных и кустарниковых пород в речных поймах. Наибольший интерес привлекли к себе ивы, отличающиеся высокой приспособительностью к разливам.

Ивняки, писал В. Н. Беклемишев (1956), являются скорее земноводными* формами, нежели наземными, и часто начинают вегетировать до обнажения занятой ими полосы, а именно — с того момента, когда из воды выходят верхушки.

Данные о различиях фенологии пойменных и внепойменных видов, а также о различиях между видами, произрастающими в пойме, приводят И. Р. Морозов (1936) и А. Д. Фурсаев (1937). По данным И. Р. Морозова, в Волжской пойме по сравнению с нагорьем начало продуктивной вегетации запаздывает: в Куйбышевском районе — на 1—1,5 месяца; в Астраханском — на 2—2,5 месяца; в пойме Оки (Московская область) — на 20—25 дней. Запаздывание вегетации сокращает продолжительность вегетационного периода.

Пойменные формы *Salix* по сравнению с внепойменными, по данным А. Д. Фурсаева, значительно запаздывают в цветении, перенося цветение (*S. triandra* L., *S. viminalis* L.) на время после спада, т. е. на июнь и июль. Виды, населяющие в пойме повышенные места (*S. acutifolia* Willd.), запаздывают с цветением лишь слегка; виды, располагающиеся на пониженных местах (*S. alba* L.), запаздывают сильнее, а населяющие наиболее пониженные места (*S. triandra*, *S. viminalis* L.) запаздывают еще значительнее.

Среди ив В. Н. Сукачев (1935) выделил специальный экотип заливаемых пойм, при котором определенные формы образуются под влиянием длительного стояния воды в пойме. Так, форма *Salix rossica* Nas. и *S. triandra* L. из Нижней Волги отличаются тем, что у них в условиях культуры в Ленинграде почки начинают распускаться на 1,5—2 месяца позже, чем у форм этого вида из других мест. Причиной выработки у этих форм такого отличительного наследственного признака В. Н. Сукачев считает приспособление к долгому стоянию полых вод в пойме нижнего течения Волги.

Продолжая изучение позднепойменных экотипов ив, В. Н. Сукачев (1953) показал, что экотипы, подобные *S. rossica* Nas. и *S. triandra* L., существуют не только в низовьях Волги. Они обнаружены в районе Ульяновска, Саратова, Камышина, Волгограда, Зубовки и Черного Яра. Обнаружен в районе Волгограда позднепойменный

* Феофраст писал, что «есть растения, например тамарикс, ива, ольха, которые являются своего рода амфибиями». (Феофраст. Исследование о растениях. М., Изд-во АН СССР, 1951, с. 21).

экотип у третьего вида ивы *S. dasyclados* Wimm. Однако *S. alba* ни у Черного Яра, ни у Зубовки, ни у Волгограда таких экотипов не дает. Черенки ее, собранные в пойме рядом с *S. rossica* Nas. и посаженные в Москве, дали особи, распускающиеся ранней весной. Это, видимо, объясняется тем, что кустарниковые ивы обычно полыми водами на длительное время покрываются либо полностью, либо в большей своей части. Вершины же *S. alba* L. даже при особенно высокой полой воде поднимаются над ней.

Развитие листьев и сережек с цветками идет обычно у этих экотипов очень недружно, так что можно наблюдать в конце июня или в июле на одном побеге одновременно и почти зрелые плоды, и цветки, и бутоны, и почки, едва тронувшиеся в рост. Позднепойменные экотипы в культуре (Ленинград, Москва, юг Курской области) тем позднее трогаются в рост, чем дольше задерживаются полые воды в пойме, из которой происходят эти экотипы. Следовательно, заключает В. Н. Сукачев, резко отличные климатический и почвенный факторы, которые действуют на эти экотипы, в новых условиях не могут нарушить наследственно закрепленную способность поздно начинать свое развитие, выработавшуюся в условиях длительного покрытия их пойменными водами.

Неожиданной особенностью этих экотипов оказалось то, что их свойство задерживать развитие на 1—2 и более месяцев мало зависит от общего климатического режима местности, где они культивируются. На внепойменных местах у них первые появляющиеся из почек листья резко отличаются по форме от листьев, обычных для этих видов. Они характеризуются большей шириной, обратнояйцевидно-ланцетной формой, меньшей заостренностью, а у *S. rossica* Nas., кроме того, и значительно меньшей опушенностью.

Более чем 20-летнее изучение позднепойменных экотипов позволило В. Н. Сукачеву подтвердить наличие у них наследственно закрепленного свойства трогаться в рост лишь к середине лета и обнаружило некоторые морфологические отличия в листьях. Позднепойменные экотипы, пишет В. Н. Сукачев, дают возможность как бы видеть самый процесс видообразования. На протяжении от Ульяновска до Черного Яра степень обособленности этих экотипов постепенно увеличивается в соответствии с возрастанием длительности затопления и своеобразия условий среды существования. Эти экотипы у Черного Яра можно считать уже почти за особые виды, по крайней мере в том же узком понятии, который принят во «Флоре СССР».

О существовании в пойме Днепра дуба черешчатого ранней и поздней феноформы, имеющих разный эдафический ареал, сообщают И. Д. Юркевич и Е. А. Сидорович (1969).

По наблюдениям В. П. Ногтева (цит. по Милькову, 1953), в Горьковской области пойменная форма черемухи зацветает позднее и она более крупноплодна, чем черемуха со склонов и междуречий. По мнению того же автора, роды *Ribes* (смородина), *Corispermum* (верблюдка) и, вероятно, *Populus* (тополь) связаны в своем происхождении с поймой.

Значение разливов в поймах рек как фактора эволюционного процесса особенно четко подчеркнуто в геоботанических исследованиях А. Д. Фурсаева (1937), В. Н. Сукачева (1935, 1953), и в зоологических работах А. А. Передельского (1948—1950). Основная идея А. А. Передельского заключается в том, что паводки в пойме действуют как фактор отбора, в течение тысячелетий в регулярные сроки элиминирующий из пойменных популяций животного и растительного мира все те организмы, которые естественный отбор не адаптировал тем или иным образом к переменам среды их обитания, переменам, обусловленным приходом, стоянием и уходом воды, наносом аллювиальных материалов, омоложением почв и т. д.

Начальные стадии закрепления растений в пойменных ценозах могут проходить путем поселения их на высоких участках, редко или мало подвергающихся затоплению. Некоторые виды выработали циклы онтогенетического развития, которые помогают им избежать или ослабить неблагоприятное влияние длительного разлива (развитие идет до разлива или после его окончания, перерыв в вегетации). Существуют примеры и более пригнанных эволюционных связей растений с явлением поемности, позволяющие им переносить длительные разливы. Вместе с преобладанием вегетативного и подавлением генеративного размножения у растений в ходе их приспособления к разливам появляются и некоторые морфологические и анатомические изменения в строении: безлистный тип, препятствующий воздействию течения воды, вставочный рост, в результате которого междоузлия злаков вытягиваются и пойменные виды в условиях разлива приобретают черты гигантизма.

Существование в речных поймах эндемичных форм растений говорит об эволюционном приспособлении этих форм к специфическим условиям существования. Вскрыты этапы этого формирования, которые начинаются с изменения физиологических процессов в организме пойменных растений, при котором изменяется их тип обмена веществ и химический состав.

У животных существует более широкий диапазон защитных реакций на разлив, чем у растений. Распространенное в геоботанической литературе положение, что своеобразные условия местообитания в пойме, главнейшим из которых следует считать продолжительный залив поймы водой, отобрали лишь те виды и формы, которые так или иначе имеют возможность существовать и размножаться в пойме (Фурсаев, 1931), дополняется при рассмотрении животных многими поведенческими реакциями, которые позволяют животным активно избегать неблагоприятного влияния разливов.

А. А. Передельский (1948, 1949) предполагает наличие двух путей приспособления и переживания животных организмов в пойме в периоды разливов. Один из них — путь непосредственного, прямого приспособления неводных организмов к длительному затоплению их водой. Большее внимание этот автор обращает на другую возможность — на косвенный путь приспособления организмов

к разливам: те или иные формы поведения, ведущие к построению и использованию убежищ или к миграции животных с затопляемой зоны и их обратное расселение в пойме по спаде воды. А. А. Передельский различает следующие ступени приспособления животных организмов к пойменным условиям существования: первая реакция всякого подвижного организма на разлив — это поведение, которое уводит его из-под воздействия вредного влияния среды. Став наследственным для пойменной популяции, такое поведение является простейшей формой дивергенции вида. Более сложной формой ответа организма на вредное воздействие разлива является попытка непосредственного физиологического к нему приспособления. Среди некоторых представителей беспозвоночных животных естественный отбор в речных поймах создал пойменные популяции с физиологическими адаптациями к половодьям. Последнее проявляется в переживании половодий в состоянии оцепенения на местах зимовок, в согласованных с разливами ритмах метаморфоза, в задержке развития в период половодья и в использовании течения воды для расселения. Наиболее полный ответ организма на вредные действия может сказаться и в соответствующем изменении или новообразовании структурных особенностей.

Весьма широкий диапазон экологических адаптаций к переживанию разливов существует у позвоночных животных. Среди них можно выделить виды, стоящие на разных ступенях по их приспособленности к пойменным условиям существования. Лишь часть из наземных животных, вовсе неприспособленных к внезапно наступающим и продолжительным половодьям и паводкам, не живет в речных поймах, а если время от времени и появляется здесь (например, в периоды низких разливов), то неизбежно гибнет при первом неблагоприятном сочетании гидрологической обстановки. У другой группы пойменных обитателей из позвоночных выработались различные поведенческие и экологические адаптации к переживанию разливов, которые обеспечивают хотя бы для части из них успешное переживание разливов и сравнительно прочное существование в пойме (Банников, 1957). Как и у беспозвоночных животных, у многих видов позвоночных происходят циклические и закономерные выселения из поймы при неблагоприятном гидрологическом режиме. Эти виды живут постоянно в пойме и лишь вынужденно выселяются из нее на период разлива. После окончания половодья такие животные вновь возвращаются в пойму. Большая подвижность животных — обитателей речной поймы, их закономерные территориальные перераспределения между поймой и коренными берегами — характерное явление в описываемом типе ландшафта. Это перераспределение животных сдвигает и нарушает их жизненные циклы и ритмы, в чем можно также видеть закономерные и связанные с половодьями черты, особенно распространенные среди птиц. Нельзя при этом не учитывать, что среди них, согласно данным И. С. Турова (1958а), основное ядро составляют виды, гнездящиеся на лугах, т. е. особенно зависимые от половодий. На втором месте по относительному числу видов стоят птицы, гнездящиеся на кустах. Видов,

приуроченных к другим гнездовым стациям, например к отмелям, пойменным водоемам, кронам деревьев, обрывам берегов, сравнительно мало, и они вместе составляют примерно 25% пойменной фауны птиц.

Приспособленность некоторых видов животных к циклам разливов проявляется в постоянном заселении поймы этими видами в годы, благоприятные по гидрологическому режиму. Речная пойма — исключительно благоприятная арена жизни и лишь разливы служат препятствием для постоянного обитания в ней многих видов животных. Эти виды — постоянные обитатели коренных берегов, их циклы жизни, как правило, не совпадают с ритмами поймы и они селятся в ней лишь в некоторые годы. Речь здесь идет не о кочевках того или иного вида в пойму после окончания периода размножения на коренном берегу (последнее явление обычно), а о перенесении в пойму в определенные годы всего цикла размножения. Вид живет в пойме с весны. Характерный пример этого — жаворонок, прилетающий рано и устраивающий гнезда на земле. Даже очень непродолжительное весеннее половодье исключает возможность оседания жаворонка в пойме при прилете. В такие годы этот вид может отсутствовать в пойме и летом. Когда разливов нет, особенно когда это повторяется 2—3 года подряд, жаворонок становится обычным обитателем поймы. Таких видов-иммигрантов поймы — сравнительно много.

Многие обитатели поймы приспособились переживать разлив в пределах самой поймы, активно перемещаясь и временно заселяя незалитые участки. Типичный пример этого — мышевидные грызуны, которые переживают разлив не только на островках суши, но и на кустах, деревьях.

У части наземных видов эти поведенческие адаптации пошли еще дальше, и животные гнездятся на деревьях (например, крысы-пасюки, кряквы, заселяющие гнезда ворон, и др.) или поселяются и выводят потомство в дуплах деревьев (горностай, водяная крыса и др.). Эти особенности жизни выработались под влиянием разливов, так как в годы без половодий животные вновь (но не всегда, например, горностай) выводят потомство на земле.

Подобные адаптации у некоторых видов прочно закрепились, проявляясь в постоянном гнездовании на деревьях. Типичный пример этого — гоголь, гнездящийся в дуплах деревьев. Вид «ушел» от неблагоприятного влияния половодий, стал малозависимым от них. Гнездящаяся на деревьях, в вороньих гнездах или в дуплах утка — настолько, вообще говоря, необычное явление, что в конце прошлого века сам этот факт вызвал в печати острую дискуссию среди видных орнитологов. Некоторые из них ставили под сомнение возможность такого явления в природе. Можно предполагать, что у многих воробьиных птиц, гнездящихся в настоящее время на кустах, это — вторичное явление, также связанное с разливами. Для ряда видов, например для лисицы, отмечено поверхностное устройство ходов и гнездовых камер в условиях поймы (Попов и др., 1954).

Многие обитатели поймы имеют и еще более глубокие адаптации

к переживанию разливов, которые касаются их физиологических, а иногда и морфолого-анатомических особенностей.

Адаптации к пойме должны отвечать требованиям специфических условий весенне-летних разливов и летне-осенних паводков. Амфибиотичность многих организмов (см. ее признаки для позвоночных животных: Барабаш-Никифоров, Формозов, 1963) не всегда может быть показателем поймостойкости этих видов.

В связи с этим нельзя признать полностью правильным высказывание И. С. Турова (1958а), что у животных, обитающих в пойме, должны выработаться определенные адаптивные особенности в строении тела, в физиологии или поведении, которые позволяют им существовать в условиях поймы.

В группе эндемиков поймы эти особенности в первую очередь сводятся, по мнению И. С. Турова, к выработке приспособлений к полуводному образу жизни. Помимо таких приспособительных особенностей, как размеры тела, характер волосяного покрова, наличие перепонок или волосяных щеток на лапах и т. д., некоторые грызуны-эндемики пойм (к ним И. С. Туров относит бобра, ондатру, водяную крысу) обладают и другими чертами. Так, у них увеличена диастема и сильно разросшиеся губные складки закрывают ротовую полость, что позволяет грызть под водой; звери хорошо плавают и ныряют, могут ориентироваться под водой в темноте, что имеет важное значение, например, для выдры при охоте подо льдом. Кроме того, у амфибиотических млекопитающих относительный вес сердца очень мал, что объясняется сравнительным постоянством температурных условий и обилием корма в непосредственной близости от водоема.

Признаки, описываемые И. С. Туровым, типичны для амфибиотических видов, но не все из этих признаков являются адаптациями собственно к пойменным условиям существования. Виды амфибиотические могут быть мало приспособленными к жизни в пойме.

Возьмем в качестве примера такие типично амфибиотические виды, как норка и выдра. Изучение морфологических и биологических особенностей этих видов позволило Д. В. Терновскому (1956) выяснить следующие их адаптации к водному образу жизни: 1) форма тела у норки напоминает клин, что облегчает передвижение зверька в воде. По этому признаку норка занимает промежуточное положение между выдрой, еще более тесно связанной с водной средой, и наземными куньими, у которых шея уже головы и менее выражено расширение в области поясницы и таза; 2) голова норки приплюснута больше, чем у хорька и колонка, но менее, чем у выдры; 3) хвост норки, облегчающий движение и помогающий выполнять зверьку резкие повороты при плавании и нырянии, отличается от хвостов наземных куницеобразных большей толщиной, резким сужением к концу и сплющенностью в дорсально-вентральном направлении. Еще более ярко эти признаки выражены у выдры; 4) подошвы лап у норки слабо опушены — волосы не покрывают пяточных мозолей. У выдры подошва почти вся голая. В сильные морозы слабое опушение подошвы предохраняет зверьков, вылезающих из воды, от намерзания льда на подошвах. У соболя, колонка, горностая и ласки подошвы лап хорошо опушены — пяточные мозоли не видны; 5) у норки отмечается сильное развитие жировых отложений. Жир предохраняет животное от холода, облегчает плавание, уменьшая удельный вес тела, и ослабляет давление при нырянии под воду. Вес жира у норки доходит до 30% общего веса тела. У соболей, колонков, горностаев вес жира по отношению к весу тела не превышает 4, а у ласки — 7%; 6) волосяной покров у норки гуще на

брюшке, чем на спине. Этот признак хорошо выражен и у других полуводных пушных зверей: ондатры, бобра, нутрии. Волосяной покров норки приспособлен к водной среде. При плавании зверька плотно сомкнутые ости волос препятствуют проникновению воды в толщу пухового слоя. Волосы смачиваются слабо, намокает в основном верхняя часть ости. Выйдя из воды, норка отряхивается и, ползая на брюхе, тщательно трется о снег, мох, траву или камни. Зимой норка иногда вытирает мокрые волосы о снег, скатываясь на животе с пологого берега или бугра.

При глубоких адаптациях выдры и норки к водному образу жизни собственно пойменными обитателями их назвать нельзя. Они предпочитают селиться по неразработанным речным долинам, в основном лесным, в горных и равнинных районах. Зимой, при глубоком снеге, выдра не удаляется далеко от лесной речки. Очень низкий на ногах, вытянутый в длину и тяжелый зверь (Формозов, 1946) настолько тонет в снегу, что волочит по нему свое брюхо и хвост, выпахивая глубокую, сплошную борозду, напоминающую след волочившегося бревна. Выдра при этом идет так медленно, что человек на лыжах легко ее догоняет.

Одной из причин сокращения численности европейской норки в Среднем Поволжье, где местами она совершенно выпала из пойменных биоценозов, послужили высокие разливы (Попов и др., 1954).

Характерно, что горностай, обладающий мало выраженными амфибиотическими признаками, является более поймостойким видом, чем норка и выдра. Из числа куницеобразных горностай — наиболее типичный пойменный обитатель. Способность его лазать по деревьям, устраивать гнезда и выводить потомство в дуплах деревьев, более широкая специализация в питании обеспечивают горностаю возможность переживать разливы.

Из мелких млекопитающих слабые адаптации к пойменным условиям жизни имеет кутора. Имеющиеся у нее оторочки из жестких волос на передних и задних лапках — особенность, которая считается приспособительной к жизни этого вида в воде (гребная поверхность ног при этом увеличивается и больше чем в два раза снижается весовая нагрузка зверька; см. Бородин, 1963), не относится к признакам, помогающим куторе жить в пойме. В поймах сибирских рек этот вид редок, хотя на водоразделах (например, в лесостепной зоне) кутора многочисленна. Адаптацию куторы к воде подтверждает и ее способность весьма продолжительное время жить в воде при низкой температуре — по данным И. С. Турова (1958а) в среднем 16 минут при температуре 0,1—5°. Но и эта полезная к воде адаптация не обеспечивает куторе переживание разливов, в чем немалую роль, очевидно, играет и ее образ жизни, свойственный насекомоядным (хотя кутора очень охотно ест в природе и мясо, являясь хищным зверьком).

Более поймостойкими, чем норка, выдра и кутора, являются водяная крыса и полевка-экономка, хотя они и не имеют столь глубоких морфологических адаптаций к водному образу жизни, а на зиму и вовсе теряют связь с водоемами. Жизни водяной крысы и полевки-экономки в пойме в период разлива помогают такие адаптивные свойства, как способность переживать длительное время

разливов на кустах и деревьях, перемещаться в пойме на плавающих предметах, переносить в течение длительного времени низкую температуру воды, продолжительно плавать, ориентироваться на водной глади разлива, нырять и затаиваться под водой, отдыхать на воде. У этих видов сравнительно слабо намокающая шерсть. К периоду разлива они за зиму накапливают много жира. Эти зверьки более вагильны в питании: в период разлива питаются прошлогодней травой и корой деревьев.

Поэтому экологический ряд видов по амфибиотичности (или водному образу жизни; см. Никитенко, 1964) не аналогичен их экологическому ряду по поймостойкости. Классификация организмов по поймостойкости, как было показано, должна основываться на других признаках: миграционной активности, сдвигах генеративных ритмов, отношении к низким температурам, плавательной способности, смене убежищ, характере питания и др. Адаптации к водному образу жизни, с одной стороны, и к разливам, с другой — вырабатывались при разных требованиях среды.

Сказанное о несходстве амфибиотических признаков с признаками поймостойкости в равной степени справедливо и для растений. Не все водные виды растений могут быть поймостойкими.

При анализе путей и результатов приспособления различных организмов к условиям поймы обращает на себя внимание сравнительная малочисленность в природе собственно пойменных эндемиков (см. гл. II). И это несмотря на большую экологическую изоляцию речных долин, которая определяется резкими различиями в условиях существования биоценозов в ложе долин и на прилегающих более возвышенных местах (Benson, Stuart, White, 1962).

Имеются различные объяснения этому факту. Отсутствие оригинальных черт у луговой растительности и бедность видами В. В. Алехин (1925) объясняет ее сравнительно недавним происхождением в результате хозяйственной деятельности человека. Эти растительные сообщества еще не успели, по его мнению, обогатиться флористически, и на лугах нельзя найти той флористической насыщенности, которая характерна для старых, давно сложившихся естественных сообществ. А вследствие относительной молодости пойменных лугов как таковых это формирующее воздействие не идет в большинстве случаев дальше «разновидностей» и «форм» (Алехин, 1951).

К молодым образованиям относит луговую растительность и Т. А. Работнов (1957). В связи с относительной непродолжительностью периода отбора растения, образующие луговые ценозы, менее приспособлены к местным условиям, нежели растения, на месте обитания которых возникли луга.

То, что различия водораздельных и пойменных растений не достигают предела видовых отличий, С. А. Маркова (1955), не исключая антропогенный фактор, объясняет преобладанием в пойме вегетативного размножения.

Существует также представление, что слабо выраженный эндемизм пойменной растительности и не столь резкое расхождение с ис-

ходными формами объясняется сравнительной геологической молодостью самих речных пойм. Такой точки зрения придерживался, например, А. Д. Фурсаев (1937), полагавший, что заселение поймы каждой реки шло независимо от заселения пойм других рек, и во многих случаях за сравнительно короткое время существования пойменной флоры расхождения у нее с исходными формами оказались не столь резкими, чтобы образовавшиеся в новых условиях формы считать самостоятельными видами.

На наш взгляд, есть основания объяснять незначительный эндемизм пойменной растительности не ее молодостью в геологическом времени, а динамичностью самого пойменного типа ландшафта, и не столько по причине антропогенного свойства, сколько в результате постоянно идущей структурной перестройки поймы, обязанной блужданию основного русла реки и пойменных притоков, влиянию затопления и аллювиальности. Эти факторы непрерывно изменяют пойменный ландшафт и омолаживают его, что не может не сдерживать эволюционную перестройку организмов и способствовать закреплению новых признаков.

Слабый эндемизм в речной пойме, несомненно, объясняется также и исключительно суровыми условиями жизни видов и их популяций в пойме. Очень показательно, что значительно больше эндемиков (норка, бобр, выдра и др.) существует в неразработанных речных долинах, чем в поймах рек с их почти ежегодно повторяющимися половодьями и паводками.

Слабая приспособленность пойменных обитателей к разливам объясняет их общую чувствительность и глубокую реакцию на изменения среды, что отметили Т. А. Работнов (1957) в отношении луговой растительности и Ф. И. Страутман (1953) — в отношении птичьего населения речных долин. Сказанное справедливо для всех пойменных обитателей и объясняется жесткими условиями существования организмов в речных поймах. Среди позвоночных наземных животных, по сути дела, нет видов, полностью приспособленных переносить разливы и адаптированных к ним. Водяная крыса, как и полевка-экономка, имеющая ряд адаптивных особенностей к жизни в пойме, не является, однако, ее эндемиком. Широкая экологическая вагильность этих видов и связь с прибрежными частями водоемов позволяют им широко заселять водные биотопы в разных широтных зонах. Их водные адаптации имеют более широкое значение. Полной согласованности адаптаций с условиями существования в речной пойме у рассматриваемых видов нет, о чем говорит и массовая гибель водяной крысы и полевки при каждом продолжительном и высоком разливе. Разливы — слишком жесткий экологический фактор для выработки специальных и полных адаптаций животных. Справедливость сказанного подтверждается отсутствием у пойменных позвоночных животных морфологических и анатомических адаптаций к разливам. В поймах рек идет отбор видов на поймостойкость, но все это в основном в пределах поведенческих, экологических и физиологических реакций и адаптаций. Многие из пойменных эндемических форм даже среди растений (Фурсаев, 1937) отличаются от материн-

ских главным образом экологическими особенностями, синхронностью фаз развития с условиями местообитания. По крайней мере, у *Sanguisorba officinalis* L., *Symphytum officinale* L. и других видов не удалось установить ясных морфологических расхождений, тогда как фенологически они резко отличаются от представителей внепойменных местообитаний. Их развитие начинается в значительно более поздний период, после спада воды, т. е. с конца мая — начала июня.

Вследствие этого скрещиваний между пойменными и внепойменными представителями вида не могло произойти. Появление пойменных видов на прежних местообитаниях, как правило, исключается, так как распространение семян большинства представителей пойменной флоры идет не при помощи ветра. Отдельные представители, имеющие летучки, оказываются либо не типичными и экологически не связанными с поймой, либо встречаются в местах, заливаемых нерегулярно. Примером последнего типа может быть для поймы Волги *Cirsium incanum* Fisch., встречающийся иногда в заволжских лиманах. Вероятно, виды, подобные *C. incanum* Fisch., произошли в пойме и в дальнейшем вышли во внепойменные пространства, что и сказывается в их приуроченности к берегам рек. Некоторые растения, образующие «перекати-поле», в условиях пойм распространяются с помощью воды, например *Corispermum*. Фенологическая изоляция и связанная с ней невозможность скрещивания с внепойменными формами, заключает А. Д. Фурсаев, содействует развитию эндемизма, тем более, что импульсы условий местообитания, без учета которых, видимо, нельзя рассматривать формообразования, в условиях пойм оказываются своеобразными.

Слабый эндемизм в биоценозах речных долин объясняется также очень тесными пространственными связями долинных ценозов с различными широтными комплексами, что не может не препятствовать формированию в поймах эндемичных видов. Идет постоянный приток, отток и смешивание популяций, обитающих в пойме и на коренном берегу.

Необходимо отметить еще одну эволюционную особенность пойменных биоценозов. Половодья и паводки ведут к обеднению этих биоценозов видами, но у тех, которые в той или иной степени приспособились к разливам, обнаруживается в поймах резкий рост продуктивности (см. гл. III).

Соотношения между бедностью видами и богатством их особей, как это показано А. П. Шенниковым (1941) на примере растительности, могут быть различными по продольному профилю поймы. Поддержание и увеличение питательности почвы способствует флористическому богатству поймы. Поемность, наоборот, уменьшает число видов, способных жить в пойме, флористически обедняет пойму. Два фактора, обычно сопровождающие друг друга, оказывают противоположное влияние на состав флоры в пойме. В зависимости от того, какой из этих факторов берет перевес, происходит обогащение или обеднение флоры поймы. В северной таежной зоне, с ее бедными подзолистыми почвами, флористически бедными водораздельными лугами, лесами и болотами, умеренно поемные поймы, как правило, отличаются разнообразием и большим богатством флоры. Именно по поймам проникают далеко на север многие южные луговые растения, и здесь, на севере, за пределы поймы они не распространяются из-за

бедности почвы вне поймы. Здесь, следовательно, умеренная поемность не сводит на нет обогащающее флору влияние аллювиальности. На примере долгопоемной поймы Нижней Оби А. П. Шенников вскрывает обратное явление — перевес влияния слишком продолжительной поемности. В более южных районах (лесостепных, степных), где пойменные почвы вообще богаче, значение аллювиальности как фактора, поддерживающего богатство почвы, соответственно менее важно для растительности поймы. Для нее важнее здесь поемность как фактор увлажнения, орошения. Но увеличение поемности здесь приводит к обеднению флоры поймы, и это особенно заметно потому, что коренные берега имеют богатую флору.



РЕЧНЫЕ ДОЛИНЫ КАК ОЧАГИ ИНФЕКЦИОННЫХ БОЛЕЗНЕЙ

Медицинский интерес к речным поймам объясняется интенсивным проявлением в этом типе ландшафта очагов ряда болезней. Хорошо известна большая опасность пойм в отношении *малярии*. В. Н. Беклемишев (1954) пояснял, что в европейской части СССР малярия является не столько болотной лихорадкой, как ее иногда называют, сколько долинной лихорадкой. На большей части этой территории при наличии зрелого эрозионного ландшафта с густой речной сетью стоячие водоемы почти всецело приурочены к речным долинам. При этом чем шире долина, тем больше она содержит придаточных водоемов и тем больше ее анофельная продукция. В силу этого заболеваемость малярией в основном сосредоточена в долинах больших и средних рек. Поймы Днестра, Днепра, Дона, Волги и их наиболее значительных притоков еще недавно были крупными очагами малярии (Тимофеева, 1949).

Особенно неблагополучными в отношении малярии были дельты рек. Гидрографические условия дельты Волги, способствующие беспредельному развитию анофелизма, установили за ней славу интенсивного малярийного очага.

Поймы и дельты способствуют развитию малярии из-за обилия в их пределах водоемов с благоприятными условиями для развития малярийных комаров. Л. В. Тимофеева (1954) сообщает, что в одном из районов Куйбышевской области постоянных пойменных водоемов насчитывается до 22 на 1 км^2 поймы. Неблагополучны в отношении малярии и различные временные водоемы, образуемые в результате заливания поймы полыми водами.

Водоемы поймы, промываемые из года в год во время половодья, зарастают плавающей и погруженной в воду растительностью. Такая растительность благоприятна для развития малярийного комара, и эти водоемы считаются наиболее анофелогенными, т. е. наиболее опасными в малярийном отношении, — с 1 га их зарастающей площади в средней полосе СССР в течение эпидемического сезона вылетает около 1 млн. комаров, в том числе до 500 тыс. самок, т. е. непосредственных переносчиков малярии (Рашина, Полумордвинов, 1953).

При изучении огромной анофелогенности приокских районов Московской области Л. И. Оганов и Н. А. Ефимов (1936) выяснили, что пойменные водоемы Оки в большинстве своем неглубокие (не считая озер), покрытые обильной болотной растительностью, открытые, хорошо прогреваемые солнцем, с прозрачной водой нейтральной или слабощелочной реакции (pH=7,1—7,6), со значительным содержанием кислорода. Исследования, проведенные в отдельные годы в различных районах, показали, что 30—54% водоемов заселено в середине лета личинками анофелес.

Обилие личинок в водоемах в среднем равнялось 15—20 на 1 м² водной поверхности, максимальное обилие доходило до 650. Колоссальное количество личинок объяснялось благоприятными условиями физико-химического состава водоемов.

Анализ малярийной статистики по значительному количеству сел различных районов позволил выяснить, что высокая заболеваемость в нижней части Оки охватывает главным образом население приокских сел, особенно расположенных непосредственно вблизи поймы Оки. Вдвое меньше заболеваний по селам, находящимся в пойме других мелких рек и, наконец, малярия почти не встречается в селах, не связанных ни с Окой, ни с другими мелкими реками.

Концентрация населенных пунктов у речных долин создает большую опасность эпидемии. Самки малярийных комаров, живущие в речных поймах, в своем жизненном цикле тесно связаны с коренными берегами. Из поймы, где происходит их массовый вылет и где они откладывают яйца, самки летят кормиться в деревни, расположенные вне поймы, на склонах материкового берега, древних террасах или в долинах притоков. Напившаяся крови самка откладывать яйца возвращается в пойму. На зиму самки *Anopheles maculipennis* Mg. выбираются из поймы на водоемы (Беклемишев, 1954). Но основная часть населения заражается малярией непосредственно в пойме во время хозяйственных работ.

Гидрологический режим речных пойм играет большую роль в динамике малярийной заболеваемости. Была установлена связь рекордных вспышек малярии (например, в Туркестане в 1892—1893, 1902—1903, 1921—1922 гг.; в Нарымском крае в 1923 г.; в Узбекистане в 1942 г.) с высокими разливами рек (Исаев, 1925; Зархи, 1925; Прокопенко, 1945). Причины этой зависимости были вскрыты Г. И. Нецким (1944, 1947, 1952б) при исследованиях в пойме Иртыша. Выяснено влияние разлива на сезонный ход численности малярийных комаров. При уровне реки ниже определенной отметки пойменные мелководья высыхают, а при уровне выше определенной отметки заливаются глубокой водой, соединяются с руслом реки и также становятся не анофелогенными; таким образом, интервал между этими двумя отметками является анофелогенным уровнем. Нижнюю отметку автор называет минимальным, а верхнюю — максимальным анофелогенным уровнем Иртыша. При прочих равных условиях абсолютные показатели численности популяции малярийного комара тем больше, чем выше уровень реки в половодье. Численность популяции малярийного комара достигает максимума только в том случае, если момент стояния воды в реке на высоте, превышающей максимальный анофелогенный уровень, наступает после завершения водного развития первой генерации (конец мая), в противном случае анофелогенные пойменные водоемы заливаются глубокой водой в момент завершения развития и численность популяции резко сок-

ращается, несмотря на обилие пойменных мелководий после прекращения разлива.

Влияние этих факторов на численность популяции малярийного комара, пишет Г. И. Нецкий, настолько резкое, что не может быть не принято в расчет при оценке напряженности эпидемической обстановки.

О резкости колебания показателя обилия переносчика в разные годы можно судить по следующим выборочным сопоставлениям. В одном из пунктов наблюдений Г. И. Нецкого сезонный максимум численности комаров в 1941 г. в сравнении с 1940 г. повысился в связи с подъемом уровня Иртыша в 77 раз, а в 1950 г. в сравнении с 1949 г. — в 3 раза. В том же пункте в 1945 г. в сравнении с 1944 г. в связи с резким понижением уровня Иртыша сезонный максимум численности понизился в 3,5 раза. В 1949 г. этот показатель в сравнении с 1948 г. понизился почти в 4 раза, так как высокий разлив затопил пойму до окончания развития первой генерации (Гадалин, Мартенсен, 1957; Митарновский, 1948; Купцова, Ильина, 1952; Иванцова и др., 1950).

Усиление малярийной напряженности местности может зависеть не только от весенне-летних разливов, но и от летних и осенних паводков. Подобная картина наблюдается в дельте Дона при эпизодических нагонах воды во время морян. После спада воды здесь образуется множество временных водоемов, дающих громадный выплод комаров. Становится возможным занос комаров ветром из дельты Дона в Ростов, что наблюдалось в 1959—1960 гг. (Гулевич и др., 1964).

Из паразитарных болезней в поймах Хопра и Медведицы (Воронежская область) зарегистрированы очаги *токсоплазмоза*, связанные здесь с мышевидными грызунами и землеройками (Краснова, 1967). Выделяется также своеобразный пойменный тип природных очагов этой инфекции, где в эпизоотическом процессе основная роль принадлежит, по-видимому, водяной крысе. Пойменные биотопы как места с влажным микроклиматом и наибольшей концентрацией грызунов А. М. Краснова относит к благоприятным для существования природных очагов инфекции.

О передаче *анаплазмоза* через укусы слепней в богатой стоячими и полупроточными водоемами дельте Миссисипи сообщает Гофман (Hoffmann, 1963). Здесь зарегистрировано 35 видов слепней, из которых 10— массовые. Речные долины изучались также в отношении *лейшманиоза* (Латышев, 1949). В долинах рек Австрии, Бельгии, Франции, Западной Германии установлены очаги эпизоотий *миксоматоза* (Esping, 1956). В отношении речных долин велось исследование фауны *кокцидий* у птиц (Пронин, 1961).

Гельминтологическим обследованием пойменных водоемов Омской области установлено значительное распространение здесь *дифиллоботриоза* (Клебановский, 1963). Здесь обитает количественно богатая и разнообразная по видовому составу фауна веслоногих рачков, включающая виды, известные как первые промежуточные хозяева широкого лентеца. Иртыш количественно беднее копепо-

дами. Так как пойменные водоемы служат местами нереста рыб и роста рыбьей молоди, питающейся планктоном, то здесь создаются весьма благоприятные условия для осуществления личиночных этапов жизненного цикла широкого лентеца. Щука в пойменных водоемах в большом проценте и интенсивно заражена плероцеркоидами широкого лентеца. Систематическое загрязнение водоемов фекалиями и употребление в пищу населением сырой или недостаточно обработанной рыбы поддерживает существование очага дифиллоботриоза. Эпидемиологически важная особенность пойменных очагов дифиллоботриоза — возможность распространения факторов передачи инвазии (планктон, рыба) по речному руслу, куда промежуточные хозяева проникают через протоки, соединяющие пойменные водоемы с рекой (Спудис, 1966).

Для речных долин характерны очаги *описторхоза*, среди которых В. Н. Дроздов (1963а, б) выделяет пойменные (жизненный цикл описторхисов совершается в пойменных водоемах) и русловые. Очаги этого гельминтоза свойственны как крупным рекам (Обь, Иртыш), так и мелким притокам.

Моллюск *Bithynia leachi* на Иртыше обитает в разнообразных пойменных водоемах от мелких пересыхающих и непересыхающих луж и прудов до крупных озер и затонов. Встречаются моллюски и в небольших луговых речках с медленным течением и очень редко в более крупных (р. Ава). В русле Иртыша битинии не обнаружены.

Наиболее часто и в наибольшем количестве битинии встречаются в небольших полупересыхающих водоемах поймы и мелких речушках. В больших водоемах они обнаруживаются в литорали и сублиторали на илистых грунтах с хорошо развитой высшей растительностью. Развитие личинок и контакт карповых рыб с церкариями, очевидно, может происходить не только в мелких пойменных водоемах во время разлива, но и в крупных озерах, речках, затонах. Эти водоемы, по-видимому, и являются основным поставщиком инвазированной рыбы в русло Иртыша.

По данным С. Д. Титовой (1963), паразитофауна рыб водоемов Оби состоит из 143 видов. Паразитофауна 26 исследованных видов рыб оказалась не богатой по численности, но разнообразной; преобладает в ней группа дигенетических сосальщиков, ленточных и круглых червей. Количественный состав паразитов рыб водоемов поймы верхней Оби богаче, чем Средней и Нижней, что С. Д. Титова объясняет разницей физико-географических и гидробиологических условий и разным составом рыб. Количество моноксенных форм от верхней Оби к Нижней уменьшается, а гетероксенных — увеличивается. Количественный состав паразитов рыб в русле Оби богаче, чем в пойменных водоемах: у рыб в русле гетероксенных форм в два раза больше, чем моноксенных, а в пойменных водоемах их одинаковое количество.

У «луговых» тетеревов, обитающих в пойме Волги и Камы, очень редко встречаются паразиты внутренних органов, тогда как тетерева, добытые вне поймы, инвазированы примерно на 50% (Попов и др., 1954).

В долине реки Веме (Дагомея) (Amoussouga, 1966) зафиксированы очаги *онхоцеркоза* (переносчик *Similium damnosum*) и *шистозоматоза* (переносчики моллюски).

Особое значение принадлежит речным долинам в распространении бактериозов. В Советском Союзе из них наиболее характерны для речных пойм очаги *туляремии*. Именно с возникновением вспышек туляремии в долинах рек началось в нашей стране изучение этой инфекции (Суворов и др., 1928а, б; Хатеневер, 1930; Шустер, 1930).

При ландшафтной типизации природных очагов болезней (Максимов, 1946, 1947а, 1958, 1960) очаги туляремии, свойственные речным долинам, объединяются в своеобразный пойменно-речной тип с различными местными вариантами. В системе пойменно-речных очагов туляремии очень своеобразны дельтовые очаги, описанные на примере Волги (Кондрашкин, 1955) и Дона (Боженко, 1956, 1958). Детально и всесторонне особенности долинной туляремии изучены на примере Волго-Ахтубинской поймы (см. «Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии», 1958).

Вспышки туляремии, связанные с поймами, в прежние годы происходили в долинах крупных (Волга, Иртыш, Лена и др.), средних (Ока, Цна и др.) и малых рек. Однако туляремийные очаги свойственны далеко не всем рекам. Так, в Сибири наряду с весьма интенсивными очагами туляремии вдоль Оби и Иртыша существуют речные долины, почти не знающие туляремийных вспышек (например, Енисей). Следует также отметить, что в пределах речных долин, считающихся неблагополучными по туляремии, распространение очагов весьма неравномерно. Это объясняется тем, что основной биологический хозяин возбудителя туляремии — водяная крыса — находит себе благоприятные условия для жизни и интенсивного размножения лишь на реках, имеющих разработанную долину. Здесь создаются и наиболее подходящие условия для массового выплода кровососущих двукрылых. Распределение туляремийных очагов в долинах крупных рек совпадает с границами распространения наносных (аллювиальных) почв, изображаемых на почвенных картах зеленым цветом и указывающих на наличие поймы (Максимов, 1960).

Но и в пределах пойм пойменно-речные очаги туляремии приурочены лишь к определенным типам, чаще всего обширным заливным участкам речных долин, простирающихся от русла реки нередко на десятки километров, отличающихся обилием придаточных водоемов: староречий, озер, протоков, болот, заливаемых при весенне-летних половодьях и зарастающих водными и прибрежными растениями. Такие участки характеризуются большой площадью заливных сенокосных угодий, расположенных обычно на возвышенных пойменных гривах с обилием ивняков.

Указанное сочетание природных и хозяйственных условий создает благоприятную обстановку для поселения и массового размножения водяной крысы, развития среди зверьков туляремийных эпизоотий, для массового выплода кровососущих насекомых — перенос-

чиков возбудителя заболевания — и тесного контакта местного населения с ними при сенокосе и других работах в поймах рек.

Для пойменно-речных очагов туляремии присущи своеобразные эпизоотологические и эпидемиологические особенности — здесь особенно характерны летние трансмиссивные и промысловые весенние вспышки туляремии.

В развитии неблагоприятной эпидемиологической обстановки по туляремии в речных поймах особенно большое значение имеет гидрологический режим. Покажем это на примере развития трансмиссивных вспышек туляремии. Сравнительно редкая регистрация трансмиссивных заболеваний на одном и том же участке реки говорит о том, что для их развития необходимо сочетание определенных условий. Широко известно, например, что в поймах рек развитие весенних промысловых вспышек туляремии совпадало в прошлом с периодами высоких весенних половодий. Именно при большом разливе и создаются чаще всего условия для развития эпизоотий среди водяной крысы и контакта охотников с больными грызунами. При низком половодье такого сочетания природных и хозяйственных условий не происходит и заболевания, как правило, не развиваются (Формозов, 1947; и др.).

Что касается трансмиссивных заболеваний, то они отмечаются значительно позже, а именно летом, с пиком в конце июля и августе. Анализ материалов по трансмиссивным заболеваниям убеждает в том, что водный режим местных водоемов имеет очень большое значение в развитии этих вспышек (Максимов, 1946; Кондрашкин, 1955).

При выяснении зависимости между развитием трансмиссивных заболеваний и режимом рек требуется, однако, выявление не только и не столько максимальных уровней воды, которые обычно отмечаются при весеннем половодье, сколько учет летних уровней и длительности периода заливания поймы (Максимов, 1958). Трансмиссивные вспышки чаще всего отмечались при очень продолжительных летних разливах рек. Приведем несколько примеров, подтверждающих эту связь.

В Западной Сибири особенно неблагоприятным по трансмиссивным заболеваниям был 1928 г. (Зархи, 1929; Шухов, 1928, 1929; и др.). Именно этот год в бассейне Оби отличался необычным по продолжительности разливом. Так, у с. Самарова поёмный период в 1928 г. равнялся 84 дням, т. е. был наибольшим за 1922—1950 гг. Река вошла в берега лишь 20 августа; 1928 г. отличался и очень высоким уровнем разлива, который превышал минимальный на 10 м, т. е. был наивысшим за длительный период лет (Барышников, 1933).

В качестве другого примера укажем на широко известную туляремийную вспышку в дельте Волги в 1926 г. (Суворов, Вольферц, Воронков, 1928а, б), трансмиссивный характер которой не вызывает сейчас сомнений (Новикова, 1946). Максимальный уровень воды составлял в дельте (г. Астрахань) 423 см над нулем графика, т. е. был наивысшим за последние 160 лет (Формозов, 1947; Зайков, 1954) и очень продолжительным. Максимальный уровень воды в июле достигал 345 см, т. е. превышал не только майские, но и максимальные июньские уровни в два предыдущих года. Средний же уровень воды в июле был равен в дельте Волги 225 см. Аналогичные по высоте июльские уровни за 1916—1935 гг. отмечались еще лишь дважды (1923 и 1929 гг.).

Важно подчеркнуть, что причина летних разливов, а следовательно, и условия развития трансмиссивных вспышек могут быть различными на разных реках и зависят от особенностей гидрологического режима данной реки, типа поймы и др.

Наиболее типичны летние разливы для нижнего течения южных степных рек, а также для крупных рек с горным питанием. На Оби и Иртыше весенний разлив заканчивается в начале мая. Но не успеет вода полностью освободить пойму, как часто начинается второе половодье, связанное с таянием снега в Горном Алтае. Второй разлив бывает также не очень продолжительным и, например, в Новосибирской области пойма уже в мае окончательно освобождается от воды. Но некоторые годы отличаются очень продолжительным поемным периодом.

Интересные данные обнаруживаются при анализе годовых уровней воды по Чулыму (приток Оби), в пойме которого случаи трансмиссивных заболеваний были в 1941 г. Именно в этом году здесь был наиболее сильный по высоте и продолжительности разлив. Лишь в августе уровень воды резко снизился, но и то был выше, чем в другие годы. Сходный по характеру разлив Чулыма отмечался в 1937 г., и этот год был также неблагоприятным здесь по развитию трансмиссивных заболеваний.

Совсем другая причина продолжительных летних разливов на мелких реках—притоках 2-го и 3-го порядков. Трансмиссивные случаи заболеваний чаще всего на них отмечаются при обильных и продолжительных летних дождевых паводках.

В некоторых населенных пунктах бассейна р. Дубны (Московская область) были отмечены случаи трансмиссивных заболеваний в 1942 г. Этот год отличался здесь обильными летними дождями, повышением уровня воды в речках и увеличением площади болот. Так, если среднемесячный уровень воды в одном из пунктов указанной реки в июне—августе 1941 г. был равен 272, в 1943 г.—322, то в 1942 г. он достиг 370 см над нулем графика. Июньско-июльский уровень воды в 1942 г. на данном участке был наивысшим за 1936—1948 гг.

Могут быть и другие причины летних паводков. В дельте Дона летние разливы, к которым бывает нередко приурочен (Сомов и др., 1941) рост трансмиссивных заболеваний, происходит вследствие сильных юго-западных ветров, нагоняющих огромное количество воды в дельту из Азовского моря.

Рассмотрим условия, которые содействуют развитию трансмиссивных заболеваний в годы эпизодических летних разливов. Одним из этих условий является высокая численность водяной крысы, среди которой при высоком разливе чаще всего и отмечаются интенсивные туляремийные эпизоотии. В. Г. Пилипенко (1953) проследил движение нескольких эпизоотий и отметил одну характерную общность: кривая каждой эпизоотии поднималась с нарастанием уровня паводка, а с его убылью резко опускалась. Среди причин, вызывающих интенсивное развитие эпизоотий в период большого разлива, автор указывает на действие воды как простудного фактора, провоцирующего переход скрытой инфекции у водяной крысы в острое заболевание, на значение скученности водяной крысы, на ухудшение питания и, как следствие этого, снижение устойчивости зверьков к туляремийной инфекции и, наконец, на повышение в такие периоды роли кровососущих двукрылых в переносе инфекции между грызунами. Автор при этом указывает на кратковременность действия указанных факторов, которые исчезают вслед за убылью воды.

На Оби и Иртыше эпизоотии среди водяной крысы начинают регистрироваться уже при весеннем разливе, а летние трансмиссивные заболевания среди людей развиваются часто на фоне более ранних промысловых. Подобную вспышку мы наблюдали в одном из населенных пунктов на Иртыше (Павлодарская область) в год очень продолжительного разлива. Первые случаи заболеваний стали регистрироваться здесь в мае—июне среди охотников. В конце июля и в августе вспышка приняла трансмиссивный характер и наблюдалась среди работников совхоза, занятых в пойме. Численность водяной крысы при весеннем половодье в мае—июне была на этом участке поймы высокой. Разлив не закончился, как обычно, в мае и в условиях длительного паводка эпизоотия приняла особенно интенсивный характер. Охотники, промышлявшие в это время водяную крысу на Иртыше, во второй половине июня были вынуждены бросить промысел из-за резкой убыли зверьков. При посещении этого места в октябре мы обнаружили следы пребывания водяной крысы в исключительно редких случаях.

Интенсивные эпизоотии среди водяной крысы неизбежно приводят к большому рассеиванию возбудителя в пойме, но это лишь одно из условий, способствующих развитию трансмиссивных заболеваний в период продолжительных

летних разливов рек. Не менее важно, что в такие сезоны создаются благоприятные условия для массового выплода комаров и слепней. Причина этого — большое количество мелководий и придаточных водоемов, образующихся при длительном стоянии воды в пойме. Именно в такие годы отмечается исключительное обилие здесь кровососущих двукрылых. Соответствующие данные по пойме Иртыша за 1940—1950 гг. рассматриваются Г. И. Нецким (1952а, б). По сравнению с 1940 г. в 1941 г., когда на Иртыше был очень высокий и продолжительный разлив, сезонный максимум численности комаров повысился в 77 раз. Важно подчеркнуть, что летние разливы приходятся на период наибольшей активности кровососущих двукрылых насекомых, что способствует эпизоотическому процессу (Олсуфьев, 1939; Пилипенко, 1953; Кондрашкин, 1955).

В такие периоды создаются и специфические хозяйственные условия, усиливающие контакт человека с инфекцией. После спада воды население сразу же устремляется в пойму для заготовки сена, сбора ягод, рыбной ловли, сбора сухого тростника по песчаным отмелям. Переходя вброд многочисленные в такие годы протоки, лужи, болота, люди бывают вынуждены мочить ноги и руки и подвергаются в связи с этим особенно интенсивному нападению многочисленных кровососов.

Комары и слепни нападают на людей не только на заливных лугах, но и в черте населенных пунктов, что приводит к заражению и той части населения, которая не была непосредственно связана с поймой (Максимов, 1958).

Для долинных очагов туляремии характерно быстрое распространение инфекции. Возбудитель особенно быстро распространяется и охватывает смежные популяции зверьков, сносимых полой водой в период половодий вместе с водяной крысой, ондатрой и др. (Максимов, 1960).

Существуют различные мнения об условиях длительного поддержания туляремийной инфекции в речных долинах. Часть авторов связывает сохранение возбудителя туляремии в условиях речных пойм с переживанием иксодовых клещей на прирусловых валах и гривах, где с ними встречаются и инфицируются мышевидные грызуны (Олсуфьев, Кучерук и др., 1958; Петров и др., 1955, 1958). Другая точка зрения была высказана В. Г. Пилипенко (1953) и Г. А. Кондрашкиным (1955). По мнению В. Г. Пилипенко, на территории дельты Волги инфекция большую часть года поддерживается в популяции водяной крысы в виде латентной формы. Она переходит в острое заболевание в период разлива и провоцируется охлаждением во время купания зверьков в воде. В пик половодья эпизоотия достигает максимума, и чем выше разлив, тем интенсивнее эпизоотия. По мнению В. Г. Пилипенко, очаг поддерживается без какого-либо участия иксодовых клещей, которых автор не обнаружил в районе своих исследований.

Не следует отрицать значения локальных концентраций иксодовых клещей на возвышенных участках поймы в поддержании и дальнейшем развитии туляремийной инфекции. В условиях разлива, при скученности зверьков, спасающихся от воды, из-за недостатка корма животные истощаются. На них нередко в массе нападают паразиты, доводящие их до предельного истощения. В 1941 г. в пойме Оки на дереве была обнаружена енотовидная собака, с которой сняли 143 клеща (Бородин, 1951). В подобных условиях создается благоприятная обстановка для развития среди зверьков туляремийной инфекции. Но обоснована и точка зрения, высказанная В. Г. Пилипенко. Только возможностью латентного поддержания

возбудителя в популяциях грызунов можно во многих случаях объяснить существование и развитие туляремийной инфекции в поймах рек и, в частности, в районах, где иксодовые клещи малочисленны или их вовсе нет.

Речные поймы в связи с ведущим эпизоотологическим значением в них водяной крысы рассматриваются нами и как первичные ландшафты в формировании биоценозов природных очагов туляремии. Проникая в другие зоны, пойменные очаги как бы подстилают местные очаги, расположенные на междуречьях и являющиеся вторичными (Максимов, 1948, 1960).

Для речных долин, заливаемых полыми водами, менее характерны очаги *чумы*, что связано с низкой численностью блох в пойме и более бедным их видовым составом, чем на материковом ландшафте.

Н. М. Бусоедова и др. (1958) объясняют такое положение гидрометрическими условиями в долине — сочетанием высоких температур с высокой влажностью воздуха и почвы. Температура воздуха у поверхности почвы в тростниках в июле 1951 г. достигала 64°, тогда как в степи она никогда не превышала 42°. Сказывается на численности блох также систематическое выгорание поймы, нарушающее нормальное их размножение.

Существовало представление, что в современных речных поймах типа поймы Урала очаги чумы не могут существовать самостоятельно и эпизоотии возникают здесь лишь при стечении благоприятных условий для занесения возбудителя с соседних территорий (Фенюк и др., 1962). В последнее время была подтверждена возможность существования в пойме Урала относительно автономных очагов чумы.

Здесь на участке долины длиной около 100 км между селами Горы и Сартугай с 1913 по 1967 г. отмечено 17 лет, когда в поселениях грызунов регистрировался возбудитель чумы. В течение 8—9 лет (до 5—6 лет подряд) эпизоотии повторялись на одних и тех же сравнительно небольших участках поймы, нередко на обоих берегах одновременно, в обособленных поселениях грызунов. Кроме интенсивных, но кратковременных эпизоотий среди домовых мышей, разделенных длительными периодами затишья, здесь наблюдались вялые и локальные, но устойчивые эпизоотии среди полуденных песчанок, желтых и малых сусликов. Существует такая вероятная схема очаговости чумы на этой территории: периодические, но редкие случаи заноса возбудителя с соседних территорий через поселения малых и желтых сусликов; многолетняя циркуляция его среди гребенщиковых песчанок на ограниченных участках поймы; массовое распространение среди мышевидных грызунов в годы высокой их численности. Чума среди грызунов в долине Урала чаще всего поражала домовых мышей. При высокой численности этих грызунов обычно в осенне-зимнее время среди них возникали интенсивные эпизоотии. В 1913—1915 гг. эпизоотия среди мышей распространилась на 125 км по левому берегу Урала в районе Индера. Очень интенсивная эпизоотия 1958—1959 гг. в низовьях Урала была связана с массовым размножением мышей после высокого половодья 1957 г. В мышиные эпизоотии вовлекались и другие грызуны, в том числе обыкновенная полевка. Зараженные чумой мышевидные грызуны отмечались также в 1923—1927, 1963—1964 гг. Переносчиками чумы среди мышей в долине Урала являются блохи *Ceratophyllus mokrzecki* (Ротшильд и др., 1969).

Наиболее частые и стойкие проявления природной очаговости чумы в Северных Кызылкумах, в Северном и Северо-Восточном Приуралье, в Прикаспии, в Прибалхашье, в Муюнкумах (Ротшильд, 1969) наблюдаются не в современных, а в древних дельтах, широких сухих долинах и местах блуждания русел ныне высохших крупных и средних рек. Это объясняется тем, что к данным

участкам рыхлых песчаных наносов и отложений приурочены наиболее благоприятные условия для жизни большой песчанки. Здесь же обнаруживаются и эпизоотии чумы среди этих грызунов.

Речные долины, ставя преграды для распространения грызунов и их эктопаразитов (см. гл. IV), определяют тем самым и распространение связанных с ними очагов болезней. О значении мощных рек как фактора относительной изоляции одного природного очага чумы от другого пишет Б. К. Фенюк (1958). При расчленении зоны природной очаговости чумы Б. К. Фенюк выделяет несколько автономно существующих очагов: Волжский правобережный, Волго-Уральский и Зауральский. Разделяющие их Волга и Урал в нижнем течении весьма затрудняют обмен зараженными чумой животными, хотя, несомненно, в исторических и тем более в геологических масштабах времени такой обмен осуществлялся неоднократно.

До сих пор, пишет Б. К. Фенюк, ни разу не было зарегистрировано распространение эпизоотий с одного берега этих рек на другой не только среди залегающих в спячку малых сусликов, но и среди незимоспящих мышей, полевок и песчанок. Исключительно интенсивная эпизоотия чумы среди домовых мышей и обыкновенных полевок зимой 1937/38 г. в южной части Волго-Ахтубинской поймы не распространилась через Волгу в Енотаевский район Астраханской области, хотя протекала на фоне массового размножения этих грызунов, когда их подвижность резко возрастает.

При изменении границы ареала грызунов весьма быстро может измениться и граница ареала природного очага болезни. Примером может служить чумной очаг Северо-Западного Прикаспия, основной источник возбудителя инфекции в котором—малый суслик. Здесь в относительно короткий срок (Миронов, 1959) произошло расширение границы очага в западном, южном и восточном направлениях, причиной чему послужило изменение границы ареала распространения малого суслика.

Быстрое смещение границы ареала распространения суслика оказало влияние и на природный очаг чумы. Уже в 1913 г. эпизоотии чумы среди суслика были зарегистрированы в окрестностях с. Заветного Ростовской области, а в 1915 г. — во многих местах, где ранее чумы не было.

В пойме Десны установлены очаги *эризипелоида* (Адамович, Никонов, 1969). При бактериологическом исследовании грызунов и клещей, добытых на территории Волго-Ахтубинской поймы, А. П. Самсоновой (1958) неоднократно выделялись культуры патогенных бактерий, идентифицированных ею как *Erysipelothrix rhusiopathiae*. За два сезона работ (1952 и 1954 г.) было выделено 32 штамма, в том числе от водяной крысы — 29, от зайца-русака — 1, от половозрелых клещей *Rhipicephalus rossicus* — 1 и от *Dermacentor marginatus* — 1 штамм. На основании детального серологического и биохимического изучения 31 штамма (один штамм был утерян при пересевах) к варианту *suis* было отнесено 5 штаммов, к варианту *murisepticum* — 25 и к переходным — 1 штамм. По культуральным, морфологическим и тинкториальным свойствам

штаммы обоих вариантов были однородны. Довольно частое обнаружение эризипелоида среди грызунов поймы говорит о наличии в ней природных очагов этого заболевания, а выделение его возбудителя от половозрелых иксодовых клещей *Rh. rossicus* и *D. marginatus* выдвигает необходимость изучения их в качестве возможных переносчиков эризипелоида.

В поймах Терека (Ананьин и др., 1969), Десны (Адамович, Никонов, 1969), Мокши и Цны (Хомяков и др., 1969), Дона (Кондратенко, 1969а, б), Дубны (Свешникова, 1958) и других рек отмечены очаги *лептоспироза*. В пойме Терека было обследовано 733 мелких млекопитающих: лептоспиры в почках найдены у 16,2% животных, серопозитивные составили 22,8%. В очаге лептоспироза пойменно-речного типа подтверждена роль полевой мыши как первоисточника возбудителя. Грызуны заразили воду в речке, что и привело к заболеванию купавшихся людей (Терских и др., 1957). О возможном нахождении очагов лептоспироза в пойме Оби пишет В. В. Крыжановская (1963).

Среди экологических факторов существования очагов этой инфекции в популяциях грызунов подчеркивается значение весенних разливов и летних ветровых паводков (Кондратенко, 1965). Наличие возвышенных мест, не затапливаемых весенними паводками и низовками, по мнению В. Ф. Кондратенко, имеет важное эпизоотологическое значение в пойме Дона. Во время подъема воды наибольшая концентрация грызунов происходит именно на этих участках, которые являются «островами спасения» для животных. С окончанием паводков и низовок грызуны, покидая незатопляемые участки, широко расселяются по территории займища, рассеивая инфекцию за пределы мест, где протекают постоянные эпизоотии. Низовки — одна из своеобразных особенностей пойменного очага. В некоторые годы именно с низовками и были связаны в займище интенсивные эпизоотии среди грызунов.

По наблюдениям на Северном Кавказе к поймам рек с их аллювиальными почвами приурочены стойкие очаги *сибирской язвы* (Скляров, 1969). Распространение очагов сибирской язвы в поймах рек ряда районов (например, в Брянском ополье) было связано с процессами эрозии почвы. Интенсивная вырубка леса, осушение и распашка земли значительно ускорили естественные процессы водной и ветровой эрозии почвы. Древние скотомогильники оказались размытыми или перепаханными. Споры сибирской язвы стали сноситься вешними водами и дождевыми ливнями в поймы рек (Адамович, Никонов, 1969).

Не во всех районах речные долины создают сходные условия для существования природных очагов *клещевого энцефалита*. П. А. Петрищева (1969) включает эту инфекцию в список характерных для речных долин Дальнего Востока. В речных долинах, зарастающих смешанными лесами, особенно многочисленны такие основные хранители возбудителя клещевого энцефалита, как *Ixodes persulcatus*, *Dermacentor silvarum* и *Haemaphysalis concinna*.

Исследованиями, проведенными в пойме среднего и нижнего

течения Немпту (Хабаровский край), установлено наличие здесь своеобразных и достаточно активных очагов клещевого энцефалита, изолированных от коренных таежных ассоциаций и поддерживаемых четырьмя видами клещей-переносчиков. Преобладает *H. concinna*, составляющий 49,8% общего сбора. Для установления степени контакта различных видов млекопитающих с вирусом клещевого энцефалита Б. П. Савицкий и Э. И. Крымская (1969) провели исследование сыворотки крови диких животных на наличие антигемагглютинации (РПГА). Антигемагглютинины найдены у 16 видов млекопитающих, их которых 15 зарегистрированы как прокормители иксодовых клещей.

Следовательно, млекопитающие речных пойм, несмотря на специфические условия существования, состоящие в периодическом затоплении и в определенной изоляции от коренных таежных ассоциаций, участвуют в циркуляции вируса клещевого энцефалита, причем число участников циркуляции здесь расширяется за счет прибрежных и полуводных животных. Большой интерес в этой связи, по мнению исследователей, представляет нахождение большого числа иммунных норок, роль которых в прокормлении иксодовых клещей очень невелика. Не исключено, что контакт этих животных с вирусом может осуществляться при поедании больных и зараженных вирусом мышевидных грызунов (Крымская, Ходько, 1967).

Для неразработанных, особенно горных речных долин, заросших лесом, очаги клещевого энцефалита характерны и в Западной Сибири (например, в Кемеровской области и в Горном Алтае). Что касается разработанных речных долин Западной Сибири, например пойм Оби и Иртыша, то для них очаги клещевого энцефалита не характерны. Существует четкая приуроченность очагов этой инфекции к лесам коренного берега. Обнаружены они в ряде мест и на островах в самом русле реки, например на Оби (Лонзингер, 1961).

Причина отсутствия очагов клещевого энцефалита в речных поймах Западной Сибири заключается в том, что здесь создается неблагоприятная обстановка для существования иксодовых клещей. Численность их в поймах низкая, а распределение локальное (см. гл. IV). В 1955 г. в пойме Средней Оби (Молчановский район Томской области) Н. И. Иголкин (1960) лишь после тщательных поисков на прирусловых гривах отловил на флаг 4 взрослых клеща. Здесь же были обнаружены личинки и нимфы, но также в весьма малом количестве. При осмотре 439 мелких млекопитающих клещи были найдены лишь на шести зверьках; на трех рыжих полевках по одной нимфе, на двух землеройках — 13 личинок и на водяной крысе — одна личинка.

На другом участке Обской поймы в Чаинском районе Томской области в 1969 г., по данным М. С. Давыдовой и О. С. Беловой, из 64 осмотренных зверьков только на двух (полевка-экономка и землеройка) было обнаружено по одному клещу, а в центральной пойме из 142 исследованных животных лишь на одной водяной крысе был найден клещ. Между тем сборы проводились в июне — июле, т. е. в период высокой активности преимагинальных стадий клеща

и они не могли быть не замеченными, если бы действительно паразитировали на грызунах. В то же время на коренном берегу иксодовых клещей было много и район считался неблагополучным по клещевому энцефалиту. Показательны также данные о малом количестве клещей на животных, отловленных в пойме. Так, «луговые» зайцы, как правило, имеют малую зараженность клещами, тогда как у зайцев, отстрелянных на террасах коренного берега, эктопаразитов было значительно больше (Попов и др., 1954).

В долинах рек встречаются и другие инфекции из группы арбовирусов. О наличии в дельте и пойме Черного Иртыша (Казахстан) природных очагов арбовирусов из группы лошадиных энцефаломиэлитов и о перелетных птицах как источнике питания здесь кровососущих комаров сообщается в работе В. Н. Ануфриевой и А. А. Тагильцева (1967).

В дельте Нила возможными источниками западнонильского вируса служат местные дикие птицы (Work, Hurlbut, Taylor, 1955). Исследование крови птиц в эндемичном по западнонильскому энцефалиту районе обнаружило антитела у 6 видов местных птиц.

Речные долины неблагополучны и в отношении *бешенства*. В дельте Волги эпизоотия бешенства регистрировалась в 1945 г. у енотовидной собаки, волка и лисицы (Исаков, 1949б).

Как отмечает П. А. Петрищева (1965, 1969), долины рек в медицинском отношении представляют наибольшую опасность и выделяются разнообразием природных очагов заболеваний. Речные долины и их стыки с прилегающими водораздельными участками на отдельных отрезках создают условия для совместного существования очагов нескольких болезней.

В речных поймах южных районов Дальнего Востока одновременно встречаются природные очаги японского энцефалита, инфекционного нефрозо-нефрита и лептоспироза; речные долины Средней Азии эндемичны по кожному и висцеральному лейшманиозу, Ку и геморрагической лихорадке, клещевому рекуррренсу.

Комплексы инфекционных болезней встречаются и в речных долинах европейской части СССР. Так, в пойме Десны регистрируются очаги туляремии, листериоза, эризипелоида, бруцеллеза, геморрагической лихорадки с почечным синдромом, лептоспироза и некоторых из гельминтозов сельскохозяйственных животных и людей (Адамович, Никонов, 1969). В тропиках по речным долинам распространены желтая лихорадка, некоторые трипанозомы, лихорадка денге, лошадиные энцефаломиэлиты, цуцугамуши, шистоматозы и др.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Речные долины, вклиниваясь и пересекая различные ландшафтно-географические зоны, занимают интразональное положение и в физико-географическом отношении являются особым, азональным типом местности. Это ландшафтное своеобразие связано с генезисом речных долин, обязанным блуждающему руслу реки, наличием в долинах половодий и паводков, которые определяют через поемность и аллювиальность условия существования биоценозов.

Специфична природа речных долин. Их биоценозы включают некоторые эндемичные растительные и животные формы и в то же время несут характерные для долин черты большой гетерогенности, ассимилируя в себе многие особенности и формы зональных и эвризональных комплексов. Эти типичные черты речные долины сохраняют по всему продольному профилю, выступая в системе природы земли как целостный природный комплекс со многими общими типовыми качествами, не зависящими чаще всего от географического положения речной долины и резко контрастирующими с особенностями, характерными для зональных типов ландшафтов. От неразработанной речной долины до широкой поймы и дельты прослеживается генезис их азональных черт. Соотношение азональных и зональных признаков изменяется также по мере движения от современной пойменной террасы к надпойменным террасам, уже вышедшим из-под влияния разливов.

Поскольку речные долины своеобразны по своим признакам, не укладывающимся в ранги признаков, по которым районируются междуречные зоны, то должны быть и своеобразные для речных долин принципы их районирования (Максимов, 1972).

При ландшафтном районировании речных долин требуется комплексная разработка материалов, принимающая во внимание внутризональное положение речной долины и учитывающая сложное сочетание здесь геоморфологических, гидрологических, биологических, хозяйственных и других показателей.

При биогеографическом районировании речных долин важно учитывать видовую структуру их населения, зональную принадлежность отдельных компонентов биоценозов, сочетание в долине азональных, зональных и эвризональных природных явлений.

Половодья и паводки, представляющие собой важнейший экологический фактор в долинах рек, несходны на разных продольных отрезках долины. Особенности разливов по продолжительности, высоте, началу и окончанию, тактности заливания поймы и другим признакам определяют различия долин по условиям существования пойменных биоценозов. Характер разливов интегрирует в себе особенности геоморфологической структуры разных участков поймы, которые в зависимости от уровня половодья заливаются несходно по глубине и продолжительности. История формирования поймы находит поэтому отражение в современном размещении, высоте и длительности заливания полыми водами различных ее участков. В зависимости от морфологического типа, топографии поймы половодья и паводки влияют также на характер и размещение в ней древесной и кустарниковой растительности, болот и лугов, определяя различия долин на разных участках продольного и широтного профиля.

Речные долины отличаются особенно высокой продуктивностью биоценозов. Это связано с выносом в долины наиболее богатых биогенных элементов, смываемых с территории всего бассейна текучей водой.

Высокая биологическая активность и плодородие пойменных почв, обилие и разнообразие в долинах биотопов, постоянное наличие воды обеспечивают концентрацию здесь огромных и наиболее ценных растительных и животных ресурсов. Биологические контрасты продуктивности ценозов между долинами и междуречьями особенно ярко проявляют себя в полуаридных и аридных районах.

Сравнительная с междуречьями бедность пойменных биоценозов видами организмов компенсируется обилием численности тех из них, которые наиболее приспособлены переносить неблагоприятное влияние разливов. Поймы отличаются высокой насыщенностью растительных ассоциаций.

Половодья и паводки в разные годы обусловливают то бо́льшие, то меньшие сдвиги в биологической продуктивности пойменных биоценозов и приводят к широкой изменчивости их видовой структуры, жизненных циклов и ритмов. Для речных пойм особенно характерна постоянно идущая под влиянием разливов сложная перестройка биоценозов. Видовая структура населения пойменных ценозов несходна по годам. Очень различны в разные годы и сезонные аспекты ценозов. Роль фоновых видов в пойменных ценозах постоянно меняется. Это связано с разным положением и взаимоотношением видов в биоценозах, их несходными реакциями на разливы, что проявляется в разных ритмах и интенсивности размножения и гибели. Возникновение нового структурного аспекта биоценоза и частота новых его повторений зависят от особенностей разлива в данном году и его сочетания с характером половодий в предыдущие годы.

По сравнению с поймой на коренных берегах наблюдается бо́льшая устойчивость биоценозов и не столь резкая динамика численности организмов по годам и сезонам. Эти колебания носят здесь более плавный характер, так как отсутствуют катастрофические

и неожиданно наступающие явления, какими служат в пойме половодья и паводки.

В сукцессионных сменах пойменных биоценозов участвует гетерогенный состав видов за счет представителей разных зональных ландшафтов, а также эвризональных форм. Все это усложняет процессы динамики в пойменных биоценозах и придает им черты большой специфичности. Циклы динамики здесь более сокращенные, чем у тех же форм на междуречьях, что связано с более быстрым темпом нарастания численности организмов в пойме и частой повторяемостью разливов. Половодья губят огромную массу особей, но создают одновременно благоприятные условия для последующего бурного развития уцелевших или занесенных водой популяций. В годы, следующие за высокими и продолжительными разливами, на многих участках поймы отмечается особенно интенсивное массовое размножение некоторых видов животных и высокий урожай ряда форм растений.

В связи с нерегулярностью ритмов высоких и продолжительных половодий и их частой повторяемостью циклы динамики пойменных обитателей нередко бывают незавершенными, а пики численности — срезанными. Потенциальные возможности нарастания массы особей в такие периоды бывают нереализованными.

Речные долины служат главными путями сезонных миграций, кочевок, а также расселения животных и растений по территории земли. Многие из них, особенно растения в стадии семян или генеративных зачатков, пассивно разносятся русловым течением или потоками полых вод, другие активно расселяются, расширяя свои ареалы. Именно по речным долинам проникают на север и на юг далеко от центров своего происхождения и современных оптимумов ареала различные организмы и их ареал в этом случае «языками» вдается в пределы несвойственных им ландшафтно-географических зон. Характерно, что крайние точки нахождения подобных видов часто бывают приурочены к речным долинам.

Расселению растений и животных вдоль долин способствует единство долинного типа ландшафта и более мягкий, сглаживаемый речным потоком климат. Если тот или иной вид попал в пойму и прижился, значит он нашел благоприятные условия и возможности для дальнейшего расселения, и чем дальше он проникает в пределы несвойственной ему территории, тем более контрастными становятся условия его существования в долине по сравнению с междуречным ландшафтом и тем более консервативной становится привязанность этого вида к речной долине. Особенно благоприятные возможности для расселения по долинам рек создаются у синантропных и полусинантропных видов, распространяющихся с помощью речного транспорта и в связи с концентрацией населенных пунктов по берегам водных артерий.

Прочная привязанность многих обитателей речных долин к этому типу ландшафта, особенно ярко проявляющаяся при инвазии вида в пределах чуждой зоны, обусловливает ленточный характер ареалов подобных видов.

Биоценозы речных долин, ассимилируя многие зональные формы, в свою очередь, хотя и в значительно меньшей степени, пополняют ценозы междуречных зональных ландшафтов. Можно предположить, что для многих амфибиотических форм, имеющих в настоящее время эвризональное распространение, речные долины были первичными при широком расселении и проникновении их на зональные междуречья и заселении здесь водных биотопов. Это относится, в частности, к тем районам, где речные долины имеют более древнее происхождение, чем современный ландшафт междуречий. Речные долины могли быть в этом случае исходными плацдармами в расселении многих видов по территории водоразделов.

Биоценозы пойм служат также источником полезной и вредной фауны для лесных полос при полезащитном лесоразведении.

Речные долины для многих зональных видов служат временным местообитанием, которое они покидают при неблагоприятных условиях (главные из которых — разливы). Такую же роль играют междуречные ландшафты для многих долинных видов при их попытке расселяться за пределы долины. Это в равной степени касается и зональных видов, проникающих по долинам в другие широтные зоны. Их инвазии на междуречья могут носить циклический характер, за которым следует возврат в исходный тип местообитания — в речную долину. Такие выселения бывают связаны с сукцессиями зональных биоценозов, при которых годовые или сезонные аспекты междуречных биоценозов становятся благоприятными для долинных обитателей.

Для многих видов, не приспособленных вовсе к водной среде обитания и не способных активно преодолевать водные преграды, долины служат экологическими барьерами при расселении по большой территории, что особенно характерно для ландшафтных видов аридных и полуаридных районов.

К речным долинам приурочено распространение многих, особенно природноочаговых инфекций. Их разнообразие здесь обязано интразональному положению речных долин, в которых сочетаются азональные, зональные и эвризональные биоценозы со свойственными им разными паразитарными системами.

Возбудители ряда очаговых биоценозов находят в речных долинах особенно благоприятные условия для существования. К таким инфекциям относятся, например, туляремия и малярия. Речные поймы с их обилием и разнообразием водоемов служат главными биотопами биологических хозяев и переносчиков возбудителя подобных инфекций (околоводные мышевидные грызуны, летающие кровососущие двукрылые).

Для других очаговых биоценозов речные долины мало благоприятны или совсем неблагоприятны и возбудитель инфекции не находит здесь условий для своего длительного существования. В таких случаях разливы препятствуют распространению основного компонента очагового биоценоза, тем самым сокращая возможности успешной циркуляции возбудителя. Характерный пример этого — клещевой энцефалит, основным переносчиком и хранителем возбу-

дителя которого служат иксодовые клещи. Для малоразработанных и неразработанных речных долин, расположенных в таежных равнинных и горных районах, где влияние разливов на биоценозы сказывается слабо, очаги клещевого энцефалита характерны. Но для разработанных долин с обширной заливаемой поймой, в которых разливы препятствуют обитанию иксодовых клещей, очаги клещевого энцефалита не типичны.

Половодья и паводки, играя элиминирующую роль в жизни иных сочленов очагового биоценоза, обусловливают тем самым отбор и распространение в речных долинах соответствующих данному ценозу природноочаговых инфекций.

В связи с тем, что реки и их долины являются экологическими преградами при распространении некоторых видов животных, входящих непременными сочленами в биоценозы природноочаговых инфекций (например, суслики и очаги чумы), то и ареалы этих инфекций имеют соответствующую конфигурацию, связанную с речными долинами. Пересыхание речных русел, осушение и мелиорация долин, постройка мостов и дамб в ряде случаев уничтожают естественные преграды для расселения подобных видов, приводя к прорыву речных барьеров и расширению границ их ареалов.

Разливы — важнейший эволюционный фактор в речных поймах. Они играют большую элиминирующую роль, отсеивая из поймы виды, не приспособленные переносить внезапно наступающие и длительные затопления и связанные с ними условия — быстрое течение водного потока, низкие температуры воды, отложения наилка, недостаток убежищ и корма, резкий переход от избыточного увлажнения в период разлива к последующей иссушающей летней температуре почвы и воздуха и др. Существование неприспособленных видов носит в пойме временный характер и бывает приурочено к годам, когда разливов нет. Застигнутые половодьем подобные организмы неизбежно гибнут.

Элиминирующее влияние разливов проявляется в сравнительной с междуречьями бедности поймы видовым составом растительных и животных организмов. Очень жесткие условия эволюционного отбора обусловливают также сравнительно незначительное число в пойме эндемичных форм. Помимо разливов развитию эндемизма препятствует внутризональное положение речных долин. При значительной экологической и фенологической изоляции пойменных биоценозов их территориальные связи с междуречными ценозами очень тесны, что приводит к постоянным обменам видами. Необходимо учитывать и высокую подвижность животных организмов в самой пойме, постоянную смену ими местообитаний, территориальное перемещение особей по причине разливов.

Процессу видообразования не способствует также крайняя изменчивость пойменного ландшафта, находящегося в состоянии постоянной эволюционной перестройки и сукцессии биоценозов. Для речных пойм как арены видообразования более характерно формирование не самостоятельных видов, а их экотипических разновидностей и фенологических рас.

Степень приспособленности растительных и животных организмов к разливам отражает особенности их биотопического размещения по высотным уровням поймы. Так как разные морфологические элементы поймы затапливаются неодновременно и на разные сроки, а часть из них в процессе генезиса поймы вовсе выходит из-под влияния разлива, пойменные биоценозы включают разные экологические группы. Некоторые из компонентов ценоза избегают неблагоприятного влияния разливов, поселяясь на высоких уровнях поймы. Другую экологическую крайность представляют водные формы, у которых именно с разливами связаны циклы онтогенетического развития и расселительные стадии.

У растений специфические приспособления к переживанию разливов вырабатываются путем изменения физиологических процессов, химического состава и типа обмена веществ. Изменение фенологического цикла, ритма и темпа онтогенетического развития позволяет избегать неблагоприятное влияние разлива. Развитию растений в пойме способствует преобладание вегетативного и подавление генеративного размножения, а также выработка различных морфологических и анатомических приспособлений в строении стебля и генеративных органов. Особенно жесткий отбор идет в пойме среди древесных пород, видовой состав которых здесь весьма специфичен и ограничен в основном немногими видами лиственных пород, среди которых везде доминирует ива, хорошо переносящая длительные разливы и обладающая рядом амфибиотических особенностей.

У позвоночных животных, а также у некоторых беспозвоночных животных, обладающих активным способом передвижения, выработались в связи с разливами адаптивные поведенческие реакции. Часть этих животных покидает пойму на период половодья или переживает его на незатапливаемых гривах, деревьях и кустах. Высокая подвижность пойменных обитателей, постоянное и быстрое перемещение популяций по территории поймы, между поймой и коренным берегом, а также между различными горизонтами почвы и ярусами растительного покрова характеризует одну из исторически сложившихся форм адаптивной эволюции пойменных обитателей. Среди птиц к условиям разливов приспособились преимущественно водные и кустарниковые виды. Гнездование некоторых видов уток на деревьях — одна из форм приспособления к жизни в пойме.

Среди малоактивных беспозвоночных животных пути физиологических и экологических приспособлений к разливам пошли в направлении отбора пойменных популяций, способных переживать длительное затопление в состоянии оцепенения на местах зимовок, выработки согласованных с разливами ритмов метаморфоза, устройств недоступных для воды убежищ.

Поймостойкость отражает степень приспособленности растительных и животных организмов переносить неблагоприятное влияние разливов. Выработка амфибиотических признаков у организмов не всегда характеризует их способность преодолевать влияние половодий. Особенно это заметно у наземных позвоночных животных, где многие амфибиотические признаки не соответствуют тре-

бованиям адаптаций к половодьям, и такие виды вовсе не живут в пойме. Поэтому экологический ряд видов по амфибиотичности не аналогичен экологическому ряду по поймостойкости. Последняя определяется поведенческими адаптациями, терморегуляционными и гипотермическими особенностями, ритмами размножения, способностью переживать разливы на деревьях и кустах, лазать по веткам, устраивать на деревьях гнезда по типу птичьих, ориентироваться на воде, питаться различными замещающими кормами и т. д.

Ни в одном типе ландшафта нет, пожалуй, такой большой диспропорции между биологическим богатством и потенциальным плодородием угодий и уровнем их хозяйственного использования, как в речных поймах.

Трудность хозяйственного использования природных ресурсов поймы объясняется паводками и половодьями, внезапное наступление которых чаще всего застает местных жителей врасплох. Главным образом из-за разливов нередко земли речных пойм считаются малоперспективными и даже бросовыми и их огромные территории используются под водохранилища.

Слабая хозяйственная освоенность речных пойм объясняется также недостаточным вниманием к ним исследовательских и хозяйственных организаций. Поймы считались принадлежностью зональных типов ландшафтов и поэтому не привлекали к себе специального внимания. Отчасти это было связано с увлечением многих исследователей учением о зонах природы и подчинением биогеографических исследований изучению зональных комплексов.

Трудность освоения пойм заключается и в большом природном разнообразии речных долин, очень несходных по своим гидрологическим, геоморфологическим и другим особенностям. Это требует организации исследований в широком географическом масштабе и не только для разных типов пойм, но и для разных пойменных участков одной и той же реки. Значительные трудности исследования и использования речных пойм состоят также в большой разногодичной изменчивости их природы.

Требуется организация постоянных многолетних комплексных исследований в целях изучения сукцессионных смен, годовых и сезонных аспектов биоценозов при разных вариантах пойменного режима.

Важная задача поймоведения состоит в разработке научных прогнозов половодий и паводков, в отыскании способов отвода из поймы избыточных полых вод и их хозяйственном использовании. Последнее тем более важно, что сносимые разливами рек в моря и океаны ценные минеральные вещества вовсе и на очень длительный период исключаются из сферы возможного использования. Сельскохозяйственному использованию пойменных земель значительно препятствуют повторные паводки, требующие проведения специальных гидротехнических мероприятий. Поймы многих рек вовсе не используются под овощные и полевые культуры и перспективы их использования в этом направлении во многом еще не выявлены.

В истории хозяйственного освоения речных долин было много неудач, что объясняется в каждом случае отсутствием научной основы такого освоения. Известный русский биолог, инициатор многих ценных мероприятий прикладной зоологии Б. М. Житков еще в 1900 г. писал о неудачных осушительных работах в пойме р. Алатырь, которые ставили своей ближайшей целью превратить значительные пространства глухих и топких болот, тальниковых зарослей и затопляемых рощ черной ольхи в луга и пастбища. Цель эта не была достигнута, так как на жирной, удобренной илом почве с чрезвычайной силой развились жесткие и непригодные для сенокошения или пастбища осоки и бурьян. Весьма неблагоприятно повлияли проведенные работы и на соседние угодья, лишив их источника воды.

Поймы рек резко отличаются по своим почвам, растительности и другим элементам ландшафта от пойменных террас (Шраг, 1953, 1954). К пойменным землям для получения максимального производственного эффекта необходимо поэтому применять специальные мероприятия, отличные по своему характеру от тех, которые осуществляются на внепойменных территориях. Многие агротехнические и агромелиоративные мероприятия, с успехом применяемые на водораздельных пространствах, в поймах не дают нужного эффекта и должны быть изменены.

О различном направлении сельскохозяйственного использования речных долин, их склонов и водоразделов еще раньше писал В. Р. Вильямс (1947). Эти различные типы угодий требуют при своем хозяйственном освоении применения различных систем восстановления плодородия почвы. Он рекомендовал в долинах рек применять кормовой, а на склонах — полевой севооборот.

Направлению подобных мероприятий, многие из которых специально разработаны для пойменных угодий, особенно для лугов, посвящена весьма обширная литература.

Хозяйственная реконструкция пойменных угодий отвечает и требованиям радикального оздоровления речных пойм от природноочаговых и других инфекций, так как мелиорация территории срезка кочек и уничтожение кустов вместе с хозяйственной пользой резко ухудшают условия существования сочленов очагового биоценоза (Максимов, 1950, 1954, 1960).

В рациональном использовании нуждаются также пойменные леса. Сошлемся на осокоревые насаждения, отличающиеся высокой продуктивностью и хозяйственной ценностью. Необходимо расширять площади под этой древесной культурой, особенно на участках поймы, свободных от древесной растительности и не занятых сенокосными угодьями, а также вокруг водохранилищ (Лосицкий, 1955).

Освоение речных пойм — большое государственное дело, требующее соподчиненных мероприятий и на междуречьях, от которых зависит водосбор бассейна. Известно, что лес оказывает большое влияние на высоту весенних разливов и местных паводков, на грунтовое питание рек и суммарный годовой сток воды, на смыв почвы с бассейна, размыв берегов и силу ветра. Поэтому в планах вырубки

леса и лесонасаждений по бассейнам рек должны учитываться запросы пойменного хозяйства. А. Д. Дубах (1936) рекомендует вести рубки и облесение в поймах рек второй величины таким образом, чтобы верхняя половина бассейна реки становилась в результате массовых лесохозяйственных мероприятий более облесенной, чем ее нижняя часть, что приведет к увеличению продолжительности и ослаблению высоты весеннего паводка.

Очень слабо освоены ресурсы пойменных озер. Между тем из всех типов озерных котловин, например, Западной Сибири, в качестве первоочередного объекта комплексного освоения выделяются именно те, которые возникли в процессе развития и формирования долин древних прарек и современных речных долин. В. А. Николаев (1968) обосновывает это положение тем, что озера древней и современной географической сети речных долин имеют наибольшую хозяйственную ценность и в этом отношении стоят на первом месте среди других типов озерных котловин Западно-Сибирской низменности. Не менее важно и то, что они сходны по размерам и весьма удобны по особенностям расположения вдоль древних и современных долин. Все это создает оптимальные условия для осуществления стандартизированных мероприятий по наиболее полному освоению всех озер указанного типа.

В повышении рыбопродуктивности поймы важная роль принадлежит шлюзованию пойменных водоемов, которое удлиняет срок нагула рыб и улучшает условия развития и сохранения молоди. В Томском рыбтресте осенью 1955 г. при спуске трех зарегулированных водоемов (19 га) было выловлено в среднем по 290 кг товарной рыбы с 1 га; в 1956 г. с площади 83 га средний улов составил 190 кг/га (Петкевич, 1957, 1963). Шлюзование способствует наиболее полноценному использованию рыбой бентических кормов, обеспечивает в течение длительного срока стабильный уровень пойменных водоемов и улучшает прогрев водной массы. Это само по себе улучшает условия для развития бентических организмов (Благовидова, 1963).

Речные долины представляют широкие возможности для акклиматизации в них ценных пушных животных. Насколько еще слабо до недавнего прошлого были изучены поймы для этой цели, говорит опыт акклиматизации ондатры в таежной зоне Западной Сибири. В 40-х годах пойма Оби считалась из-за разливов непригодной для акклиматизации ондатры и ее выпускали в междуречные озера и таежные притоки. Ондатра, спустя несколько лет, сама заселила пойму Оби и стала здесь основным промысловым видом, дающим огромный товарный выход пушнины.

Судя по продолжающейся дискуссии, еще не ясен вопрос о возможности одновременной акклиматизации в одних и тех же угодьях ондатры и норки и других амфибиотических видов животных.

Удачный опыт акклиматизации на таежных речках американской норки (Попов, 1941; Терновский, 1958) и бобра (Жданов, 1962, 1969) (см. рис. 6), а в поймах рек — ондатры (Лавров, 1957; Пашкевич, 1969) и выхухоли (Бородин, 1963; Юдин, 1963) требует всемерного развития. В 1958 г. 236 выхухолей выпущено в Томской

области в р. Таган — правый приток Оби. Зверьки широко расселились и размножились. Уже в 1965 г. здесь обитало более 3500 выхухолей. На основе этого опыта Всесоюзная конференция по акклиматизации животных приняла предложение Биологического института Сибирского отделения АН СССР о широком проведении работ по акклиматизации выхухоли в Сибири. В 1964 г. 102 выхухоли из р. Таган переведены в речку Аверичево, впадающую в Обь против устья р. Томи. В 1968 г. 114 выхухолей из Владимирской области выпущены в р. Тартас Новосибирской области. В результате в 1958—1968 гг. в Западной Сибири создано три резервата выхухолей, отстоящих на 1500 км восточнее ее естественного ареала. В Томской области численность зверьков достигла промысловой.

Выпуск ценных в промысловом отношении животных в долины рек и их поймы должен сопровождаться проведением специальных биотехнических мероприятий по улучшению кормовых и защитных условий. Для повышения биологической продуктивности речных пойм необходимы также мероприятия, направленные на сохранение при губительных разливах выпускаемых и аборигенных охотничье-промысловых видов животных. В этом отношении требует широкого использования удачный опыт сохранения при половодьях поголовья ондатры путем устройства временных гнездовых сооружений в развилках деревьев и кустов (Пашкевич, 1964, 1969; Гизенко, 1966). Подобный опыт биотехнии имеется в ряде пойменных хозяйств и в отношении выхухоли и бобра. В 1951 г. в Воронежском заповеднике из выставленных 299 искусственных плотиков выхухолями были заселены 176 и бобрами — 39 плотиков. На некоторых из них одновременно жили при разливах и бобры и выхухоли. Плотики изготавливались осенью из тонких веток, листья на которых оставлялись для маскировки зверей (Красовский, 1953; Поярков, 1953). Устройство островков спасения в виде плотиков, мелких кочек и других сооружений рекомендуется для сохранения в поймах кабанов (Дубинин, 1953; Кузнецов, 1967).

Существует способ защиты от полых вод гнезд лебедя-шипуна (Кривоносов, 1963а).

Специальный интерес представляет изучение влияния строящихся водохранилищ и гидростанций на природу поймы. Весь биоценоз поймы в результате гидросооружений претерпевает коренные изменения. Наряду с сокращением запасов некоторых ценных охотничье-промысловых видов строительство водохранилищ может вызвать и рост другого комплекса животных, для которых осушение поймы в нижнем бьефе окажется благоприятным (Страутман, 1960; Яковлев, 1960; Пауллер и др., 1966; Жадин, 1967; Пирожников, 1962).

В связи с изменением структуры биоценозов существенные изменения при образовании водохранилищ претерпевают очаги инфекций.

В настоящее время строительство водохранилищ и гидроэлектростанций рассматривается как важнейшая народнохозяйственная задача, но все же, как это подчеркивал В. Н. Беклемишев (1954),

лишь как одна из сторон комплексного использования рек. Реконструкция системы стока речной сети должна обеспечить интересы энергетики, водного транспорта, сельского, охотничьего и рыбного хозяйства, коммунального и технического водоснабжения и здравоохранения. В. Н. Беклемишев справедливо подсказывал, что в зависимости от природных условий отдельных районов и характера рек ведущее значение приобретают то одни, то другие стороны их хозяйственного использования.

Речные поймы таят в себе огромные и разнообразные биологические ресурсы, которые еще очень мало освоены. Поймы требуют к себе специального внимания научных и хозяйственных организаций и рациональных форм эксплуатации.

ЛИТЕРАТУРА

Агелеутов Е. А., 1964. Предварительные материалы о широтном изменении пойменных лугов среднего течения р. Урала.— В кн.: Материалы по флоре и растительности Сев. Прикаспия. Л.

Адамович В. Л., Никонов Н. Н., 1969. Кардинальные вопросы преобразования ландшафта.— В кн.: География Центра, вып. 1. М.

Адольф Т. А., 1951. К вопросу о влиянии весеннего разлива на мелких млекопитающих поймы р. Мологи.— «Учен. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В. П. Потемкина», т. 18, вып. 1.

Айзенштадт Д. С., 1950. Гнезда серых крыс, устраиваемые во время половодья.— «Природа», № 6.

Алехин В. В., 1921. Луга как зональное явление.— «Дневник 1-го Всероссийского съезда русских ботаников», № 3. Пг.

Алехин В. В., 1924. Что такое растительное сообщество. М., Изд-во Сабашниковых.

Алехин В. В., 1925. Наши пойменные луга. Что надо знать о природе наших лугов прежде, чем приступить к их улучшению и хозяйственному использованию. М., Изд-во Сабашниковых.

Алехин В. В., 1951. Растительность СССР в основных зонах. Изд. 2-е. М.

Алехин В. В., Кудряшов Л. В., Говорухин В. С., 1961. География растений. М.

Ананьин В. В., Агузарова М. Х., Семенова Л. П., Смирин В. М., 1969. Эпидемиологическая и эпизоотологическая характеристика очага лептоспироза в пойме р. Терек.— В кн.: Материалы докладов науч. конф. по лептоспирозам зон Сев. Кавказа и Поволжья. Краснодар.

Андреев Г. П., Горячева Г. И., Скабичевский А. П., Чернявская М. А., Чистяков Л. Д., 1963. Водоросли р. Иртыша и его бассейна.— «Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.

Аникин В. П., 1902. Отчет о командировке в Нарымский край летом 1900 г.— «Изв. Том. ун-та», т. 22.

Анисимов С. И., Тихвинский В. И., 1929. Спасайте пушных зверей во время весеннего половодья.— «Охрана природы», № 6.

Ануфриева В. Н., Тагильцев А. А., 1967. Об источниках питания кровососущих комаров в очаге арбовирусных инфекций в юго-восточной части побережья озера Зайсан и дельте Черного Иртыша (Восточно-Казахстанской области Казахской ССР).— «Мед. паразитология и паразитарные болезни», т. 36, № 1.

Аполлов Б. А., 1952. Учение о реках. М., Изд-во Моск. ун-та.

Арнольди Л. В., 1952. Общий обзор жуков области среднего и нижнего течения р. Урала, их экологическое распределение и хозяйственное значение.— «Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. 11.

Арнольди Л. В., 1954. Почвенные личинки насекомых р. Урала и Волжско-Уральского междуречья.— «Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. 16.

Арнольди Л. В., Штейнберг Д. М., 1952. Общегеографическая характеристика районов среднего и нижнего течения р. Урала.— «Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. 11.

Архангельский Г. И., 1879. Амбулаторная форма чумы и ее значение в эпидемиологии.— «Сборник по судебной медицине», т. 1. Спб.
Аршинов Н. П., 1963. Озера таежной зоны Западной Сибири.— В кн.: Развитие озерного рыбного хозяйства Сибири. Новосибирск.
Асмаев Л. Р., 1959. О естественном плодородии почв поймы р. Оки.— «Науч. докл. высш. школы. Биол. науки», № 4.
Бабьева И. П., 1962. К микробиологической характеристике почв поймы р. Клязьмы в районе Чашникова.— В кн.: Пойменные почвы Русской равнины. М., Изд-во МГУ.
Балаганов В. Я., 1968. Некоторые особенности растительности долины Средней Оби (Сургут-Сытолино).— «Докл. Ин-та географии Сибири и Д. Востока», вып. 17. Иркутск.
Банников А. Г., 1957. Некоторые эколого-географические особенности дельты Волги.— «Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина», т. 65, вып. 6.
Барабаш Т. П., 1964. Вопросы использования поймы р. Иртыша.— В кн.: Труды конф. почвоведов Сибири и Д. Востока». Новосибирск.
Барабаш-Никифоров И. И., 1946. Некоторые наблюдения над крысоголовой полевкой.— «Бюл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 51, вып. 6.
Барабаш-Никифоров И. И., 1958. Особенности границ ареалов некоторых видов позвоночных животных на территории Среднего Поволжья.— В кн.: Проблемы зоогеографии суши. (Матер. совещ.). Львов.
Барабаш-Никифоров И. И., Формозов А. Н., 1963. Терпология. М., «Высшая школа».
Баранов В. И., Шелудякова В. А., 1929. Материалы к познанию лугов и болот долины р. Оби.— «Труды Сиб. ин-та сельского хозяйства и лесоводства», т. 10, вып. 1—6. Омск.
Барановская З. М., 1937. О генетических типах речных стариц.— «Землеведение», т. 39, вып. 2.
Барышников М. К., 1933. Луга Оби и Иртыша Тобольского Севера. М.
Барышников М. К., 1961. Луга низовьев р. Оби, их характеристика и перспективы использования.— «Труды науч.-исслед. ин-та с.-х. Крайнего Севера», т. 10. Норильск.
Баскина В. П., Фридман Г. М., 1928. Статистическое исследование животного населения двух сообществ Камской поймы.— «Труды Биол. науч.-иссл. ин-та и Биол. станции при Пермском гос. ун-те», т. 1, вып. 2-3.
Башкиров И. С., 1929. Гибель змей в наводнение 1926 года в окрестностях г. Спасска ТАССР.— «Труды студ. науч. кружка «Любители природы» при Казан. гос. ун-те», вып. 3.
Бахтигозин И. А., 1962. Влияние паводков и апрельско-майских осадков на осеннюю численность мелких мышевидных грызунов в Волго-Ахтубинской пойме.— «Зоол. ж.», т. 41, вып. 7.
Безукладная Г. С., 1960. К экологии комаров *Aedes dorsalis* в условиях обезлесенной поймы р. Воронеж.— «Труды Воронеж. мед. ин-та», т. 36.
Беклемишев В. Н., 1944. Экология малярийного комара. М., Медгиз.
Беклемишев В. Н., 1947. Проблема типизации малярийных очагов и некоторые типы маляриогенных ландшафтов СССР.— «Паразитологический сборник АН СССР», т. 9.
Беклемишев В. Н., 1954. Строительство больших водохранилищ и борьба с малярией.— В кн.: Строительство водохранилищ и проблема малярии. М., Медгиз.
Беклемишев В. Н., 1956. Биоценозы реки и речной долины в составе живого покрова земли.— «Труды Всесоюз. гидробиол. о-ва», т. 7.
Беклемишев В. Н., Четыркина И. А., 1935. К биологии половодья. О судьбе дождевых червей во время весеннего половодья.— В кн.: Вопросы экологии и биоценологии. Т. 2. Л.
Белоруссова А. Д., 1962. Природные пойменные луга Туруханского района Красноярского края и приемы их улучшения. Автореф. канд. дисс. Л. (Ленингр. с.-х. ин-т).
Белышев Б. Ф., Степанчук Е. С., 1964. Суточные миграции у четырехпятнистых стрекоз.— «Изв. Вост.-Сиб. отд. Геогр. о-ва СССР», т. 62. Иркутск.

Беляева В. Н., 1955. О жуках, заселяющих кроны древесно-кустарниковых пород поймы Урала.— «Сообщ. Ин-та леса АН СССР», вып. 5.
Берг Л. С., 1947. Географические зоны Советского Союза. Т. 1. Изд. 3-е. М., Географгиз.
Берг Л. С., 1952. Географические зоны Советского Союза. Т. 2. М., Географгиз.
Бескровный М. А., 1958. Изменение границ ареалов некоторых земноводных на территории Ростовской и смежных с нею областей, вызванное деятельностью человека.— В кн.: Проблемы зоогеографии суши. (Матер. совещ.). Львов.
Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск, «Наука», 1972.
Бируля А. А., 1928. К вопросу о нижнем течении р. Волги как зоогеографической границе.— «Докл. АН СССР». Сер. А, № 16-17.
Благовидова Л. А., 1963. Распределение бентоса в пойменных водоемах Парабельского района Томской области.— В кн.: Развитие озерного рыбного хозяйства Сибири. Новосибирск.
Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П., 1965. Определитель млекопитающих СССР. М.
Богданов А. Ю., 1964. К характеристике прибрежно-водной и водной растительности некоторых пойменных водоемов среднего течения р. Урала.— В кн.: Материалы по флоре и растительности Сев. Прикаспия. Л.
Богданов М. Н., 1871. Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги. Казань.
Богдановская-Гиенэр И. Д., 1950. Материалы к познанию озер поймы Волги в Саратовской области.— «Труды Ленингр. о-ва естествоиспытателей», т. 70, вып. 3.
Богуш П. П., 1955. О массовых размножениях насекомых в долине Мургаба в 1952 г.— «Изв. АН ТуркмССР», № 1.
Боженко В. П., 1956. Дельтовый природный очаг туляремии юга РСФСР.— В кн.: Тезисы докладов науч. межинститутской конференции по заболеваниям с природной очаговостью. Томск.
Боженко В. П., 1958. Дельтовый природный очаг туляремии юга РСФСР.— «Труды науч. конф. Министерства здравоохранения СССР», т. 8. М.
Боженко В. П., Шевченко С. Ф., 1954. К экологии клеща *Dermacentor marginatus Sulz* в условиях дельты р. Дона.— «Зоол. ж.», т. 33, вып. 3.
Бойков В. Н., Большаков В. Н., 1968. Мышь-малютка проникает в лесотундру.— «Природа», № 8.
Бокк Э. Н., 1968. Ивняки поймы Верхней Оби. Автореф. канд. дисс. Томск.
Борзов А. А., 1913. К вопросу об асимметрии междуречных плато.— В кн.: Сборник в честь 70-летия Д. Н. Анучина. М.
Бородин Л. П., 1951. Роль весеннего паводка в экологии млекопитающих пойменных биотопов.— «Зоол. ж.», т. 30, вып. 6.
Бородин Л. П., 1963. Русская выхухоль. Саранск.
Бородина М. Н., 1960а. Млекопитающие Окского заповедника.— «Труды Окского заповедника», вып. 3. Вологда.
Бородина М. Н., 1960б. О методах хозяйственного использования речного бобра в связи с особенностями его экологии.— «Труды Окского заповедника», вып. 3. Вологда.
Бошко Г. В., 1958. Материалы по распространению слепней в УССР.— В кн.: Проблемы зоогеографии суши. (Матер. совещ.). Львов.
Бронзов А. Я., 1926. Зональные явления в пойме р. Иртыша.— В кн.: Дневник Всесоюз. съезда ботаников. М.
Бронзов А. Я., 1929а. Зональные явления в пойме р. Иртыша.— «Изв. Гос. Лугового ин-та им. В. Р. Вильямса», вып. 4-6.
Бронзов А. Я., 1929б. Луговые фонды на севере Зап. Сибири.— «Молочное хозяйство», № 7-8.
Бронзова Г. Я., 1926. Работа экспедиции по изучению лугов и болот Сибири.— «Изв. Гос. Лугового ин-та им. В. Р. Вильямса», вып. 4.
Бронзова Г. Я., 1929. По обским лугам.— «Изв. Гос. Лугового ин-та им. В. Р. Вильямса», вып. 4-6.

Бусоедова Н. М., Дубовик В. И., Дубовик И. М., Жовтый И. Ф., Липаев В. М., 1958. Блохи грызунов поймы р. Аргуни.— «Изв. Иркут. науч.-исслед. противочумн. ин-та Сибири и Д. Востока», т. 17.
Бяллович Ю. П., 1957. Шкала устойчивости древесных и кустарниковых пород к затоплению.— «Бот. ж.», т. 45, № 5.
Верещагин Н. К., 1953а. Великие «кладбища» животных в долинах рек Русской равнины.— «Природа», № 12.
Верещагин Н. К., 1953б. К истории плейстоценовой и голоценовой фауны млекопитающих в районе среднего течения р. Урала.— «Бюлл. комиссии по изучению четвертичного периода», № 18.
Верещагин Н. К., 1964. Охрана природы и животного мира СССР.— «Докл. об охране природы СССР», вып. 1. Л.
Верещагин Н. К., Громов И. М., 1952. К истории фауны позвоночных района нижнего течения р. Урал.— «Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. 9, вып. 4.
Виленский Д. Г., 1918. Из наблюдений над растительностью естественных кормовых угодий Новокузнецкого уезда Самарской губернии.— «Бюлл. отд. прикладной ботаники Сарат. обл. опытной станции», № 1. Саратов.
Виленский Д. Г., 1926. Растительность заливных лугов Республики немцев Поволжья.— «Сборник статей и материалов Госплана АССР немцев Поволжья», № 1. Покровск-на-Волге.
Виленский Д. Г., 1957. Почвоведение. М.
Вильямс В. Р., 1919. Почвоведение. ч. 3. М.
Вильямс В. Р., 1947. Почвоведение. Изд. 5-е. М.
Виноградов Б. С., 1952. Краткий обзор фауны млекопитающих долины нижнего течения р. Урал и прилежащих районов.— «Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. 11.
Виноградов Б. С., Громов И. М., 1952. Грызуны фауны СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР.
Виноградова А. Н., 1931. Осокорь на р. Оби.— «Материалы по изучению Сибири», т. 3. Томск.
Виолович Н. А., 1966. Слепни (*Tabanidae*).— В кн.: Биологические основы борьбы с гнусом в бассейне р. Оби. Новосибирск.
Виолович Н. А., 1968. Слепни Сибири. Новосибирск, «Наука».
Владимирский М. Г., Максимов А. А., Пеньковская Е. Ф., 1963. Влияние длительных половодий р. Оби на природу и сельское хозяйство поймы.— «Труды Том. ун-та», т. 152. Сер. биол.
Воейков А. И., 1948. Избр. соч. Т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР.
Волчанецкий И. Б., 1926. О роли береговой ласточки (*Riparia riparia L.*) в процессе разрушения берегов.— «Русск. гидробиол. журн.», т. 5, № 5-6.
Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии. 1958. М., Медгиз.
Воронов А. Г., 1963а. Геоботаника. М., «Высшая школа».
Воронов А. Г., 1963б. Биогеография. М., Изд-во МГУ.
Воронов Н. П., 1953. Значение тальниковых зарослей поймы Волги в жизни млекопитающих.— В кн.: К изучению животного мира Куйбышевского водохранилища. Казань.
Воронцов Е. М., 1949. Птицы Камского Приуралья. Горький.
Воскресенский С. С., 1947. Асимметрия склонов речных долин на территории европейской части СССР.— «Вопр. географии». Сб. 4. М.
Воскресенский С. С., 1962. Геоморфология Сибири. М., Изд-во МГУ.
Вылцан Н. Ф., 1964. Материалы к изучению пойменных лугов р. Оби.— «Учен. зап. Том. ун-та», № 49.
Вылцан Н. Ф., 1968. Пойменные луга долины р. Оби северных районов Томской области.— В кн.: Природа и экономика Александровского нефтеносного района. Томск.
Гаврин В. Ф., Данкевич В. А., 1958. Экология жулана (*Lanius cristatus collurio L.*) в Беловежской пуще. «Зоол. ж.», т. 37, вып. 7.
Гагарина Т. А., 1961. Некоторые данные по размещению и динамике численности грача в дельте Волги.— «Труды Астрахан. гос. заповедника», вып. 5.
Гадалин Ю. И., Мартенсен В. Н., 1957. К вопросу об анофелогенности поймы р. Волги в период паводка в Куйбышевской области.— В кн.: Сезонные явления в жизни малярийных комаров в Советском Союзе. М.

Ганиев И. М., 1954. К фауне и экологии клещей сем. *Ixodidae* района среднего течения р. Урала.— «Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. 16.

Гельцер Ю. Г., 1963. О почвенной фауне в пойме среднего течения р. Клязьмы.— В кн.: Пойменные почвы Русской равнины. М., Изд-во МГУ.

Гептнер В. Г., 1936. Зоогеография. М., Биомедгиз.

Гизенко А. И., 1966. К экологии и хозяйственному значению ондатры в дельте Днепра.— В кн.: Екологія та історія хребетних фауни України. Киев.

Гладков Н. А., 1936. Экологические особенности поймы Амударьи по отношению населяющей ее орнитофауны.— «Вопросы экологии и биоценологии» вып. 3. Л., Биомедгиз.

Гладков Н. А., 1958. О географической изменчивости численности видов и численности особей.— В кн.: Проблемы зоогеографии суши. (Матер. совещ.). Львов.

Глинка К. Д., 1931. Почвоведение. М.—Л.

Глотов И. Н., 1961. Мышевидные грызуны поймы верхнего течения р. Оби.— «Труды Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР», вып. 7.

Говорухин В. С., 1955. О происхождении первичных пойменных лугов таежной зоны.— «Изв. Коми филиала Всесоюз. геогр. о-ва», вып. 3.

Горбачев Б. Н., Луценко А. И., 1970. Изменения растительности поймы Нижнего Дона в зависимости от паводков.— «Бот. ж.», т. 55, № 7.

Горбачевич К. С., 1965. Русские географические названия. М.—Л., «Наука».

Горбунова М. А., 1961. Основные черты почвенного покрова низовьев дельты р. Волги.— «Труды Астрахан. гос. заповедника», вып. 5.

Горшенин К. П., 1967. О зональности.— «Почвоведение», № 11.

Грезе Б. С., 1929. К биологии пойменных водоемов.— «Труды Костром. науч. о-ва по изучению местного края», вып. 43.

Григорьева Е. Н., 1956а. Причины высоких весенних разливов и их повторяемости на р. Тоболе, Туре и Иртыше в южной части Тюменской области. Автореф. канд. дисс. М. (Ин-т Геогр. АН СССР).

Григорьева Е. Н., 1956б. О повторяемости высоких весенних разливов на рр. Туре, Тоболе, Иртыше с 1851 по 1950 гг.— «Изв. АН СССР». Сер. геогр., № 1.

Григорьева К. Ф., Пеньковская Е. Ф., 1957. Природные условия поймы р. Оби в районе Колывани и их влияние на распределение растительности.— «Труды Новосиб. ин-та инженеров геодезии, аэрофотосъемки и картографии», т. 9.

Грушевицкий И. В., 1947. Долины горных рек как арена видообразования.— «Изв. Всесоюз. геогр. о-ва», т. 79, вып. 3.

Гулевич Л. Г., Половодова В. П., Поляниченко А. И., 1964. Колебания сезонного хода численности комаров в зависимости от гидрологического режима Дона.— «Мед. паразитология и паразитарные болезни», т. 33, № 1.

Гуляева М. А., 1962. О влиянии паводков на жизнедеятельность тугайного оленя (*Cervus bactrianus L.*) и земляной крысы (*Nesokia indica* Gray.) в заповеднике «Тигровая балка».— «Труды Ин-та зоологии и паразитологии АН ТаджССР», т. 22.

Гундризер А. Н., 1963. Рыбы пойменных водоемов р. Оби.— «Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.

Гурьева Е. Л., 1954. Жуки-щелкуны (сем. *Elateridae*) районов среднего и нижнего течения р. Урала и прилегающих территорий.— «Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. 16.

Гурьева Е. П., Дойников А. В., Едыкина В. С., Желдакова К. А., Романов Г. В., Тропин Н. Н., Шмаков П. К., 1958. Возможные изменения природного очага туляремии в дельте Волги в итоге строительства гидросооружений.— «Труды Астрахан. противочумн. станции», вып. 2. Астрахань.

Гурьянова Е. Ф., 1946. К вопросу о принципах классификации континентальных водоемов и типологии пойменных озер.— В кн.: Труды юбилейной науч. сессии Ленингр. ун-та. Л.

Гынгазов А. М., 1963. Фауна птиц поймы р. Оби.— «Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.

Данилов Н. Н., 1965. Птицы Нижней Оби и изменения в их распространении за последние десятилетия.— «Труды Ин-та биологии Уральск. филиала АН СССР», вып. 38.

Даниловский И. В., 1932. Основные черты морфологии, происхождения и возраста речных долин и их террас в северо-западной области РСФСР.— «Труды 2-й междунар. конф. по изучению четвертичного периода Европы», вып. 1. М.—Л.

Дементьев В. А., 1940. Опыт геоморфологического районирования Западно-Сибирской низменности.— «Изв. Всесоюз. геогр. о-ва», т. 72, вып. 3.

Демяшев М. П., Шевченко В. Л., 1967. Наблюдения за передвижением диких млекопитающих через р. Урал.— В кн.: Материалы V науч. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата.

Денисов З. Н., 1962. Поймы рек БССР и пути улучшения их травостоев.— «Геоботаническое изучение лугов», вып. 4. Минск.

Динесман Л. Г., 1950. Роль паводка в экологии амфибий и рептилий дельты Волги (к вопросу о влиянии паводка на кормовую базу позвоночных животных).— «Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 55, вып. 5.

Динесман Л. Г., 1952. О каннибализме амфибий.— «Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 57, вып. 6.

Дмитриев А. М., 1904. Луга Холмогорского района. Спб., Изд-во «Собрания сельских хозяев».

Дмитриев А. М., 1905. Луга Поволжья и низовьев Шексны и Мологи в пределах Ярославской губернии.— «Сельское хозяйство и лесоводство», т. 27, № 5-6.

Добровольский Г. В., 1957. Вопросы теории почвообразования в поймах рек лесной зоны.— «Вестн. Моск. ун-та». Сер. биол., почв., геол., геогр., № 1.

Добровольский Г. В., 1958. Классификация пойменных почв лесной зоны.— «Почвоведение», № 8.

Добровольский Г. В., 1960. Пути эволюции пойменных почв в лесной и лесостепной зонах Русской равнины.— В кн.: Доклады советских почвоведов к 7-му Международному конгрессу в США. М., Изд-во АН СССР.

Добровольский Г. В., Гельцер Ю. Г., 1958. Почвенно-фаунистические наблюдения в пойме р. Клязьмы.— «Вестн. Моск. ун-та». Сер. биол., почв., геол., геогр., № 4.

Добровольский Г. В., Лобутев А. П., 1959. Почвы Клязьминской поймы и их сельскохозяйственное использование.— «Науч. докл. высш. школы». Биол. науки, № 4.

Добровольский Г. В., Титкова Н. Ф., 1960. Особенности структуры почв пойменных дубрав.— «Почвоведение», № 1.

Добровольский Г. В., Тюрюканов А. Н., 1962. Почвы поймы Москвы-реки.— В кн.: Пойменные почвы Русской равнины. М., Изд-во МГУ.

Доброгаев Г., 1882. Смена древесных пород на Днепровских плавнях.— «Лесной ж.», № 3.

Докучаев В. В., 1949а. Естественно-историческая классификация русских почв. Избр. соч. Т. 3. М.

Докучаев В. В., 1949б. Способы образования речных долин Европейской России. Избр. соч. Т. 2. М.

Долгушин Л. Д., 1953. Расселение лося на севере Урала.— «Изв. АН СССР». Сер. геогр., № 5.

Дроздов В. Н., 1963а. О характере очагов описторхоза в долинах притоков р. Иртыша.— «Труды Омск. мед. ин-та», № 37.

Дроздов В. Н., 1963б. О распространении битиний в пойме р. Иртыша.— «Труды Омск. мед. ин-та», № 37.

Дубах А. Д., 1936. Влияние размещения леса по водосбору реки на весенние паводки.— «Метеорология и гидрология», № 9.

Дубинин В. Б., 1953. Биотехнические мероприятия по охране ценных видов зверей и птиц в Астраханском заповеднике.— В кн.: Преобразование фауны позвоночных нашей страны (Биотехнич. мероприятия). М.

Дубинин Н. П., 1953. Птицы лесов нижней части долины р. Урал.— «Труды Ин-та леса АН СССР», т. 18.

Дубинин Н. П., Торопанова Т. А., 1956. Птицы лесов долины р. Урал.— «Труды Ин-та леса АН СССР», т. 32.
Дубовик А. Д., 1967. Гусеобразные средней части бассейна р. Оби, их хозяйственное использование и охрана. Автореф. канд. дисс. Томск.
Дунаева Т. Н., Кучерук В. В., 1941. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала.— «Материалы к познанию фауны и флоры СССР». Новая сер., отд. зоол., вып. 4 (19). М.
Дыдина Р. А., 1958. Пойменные луга низовьев Оби как резерв для развития продуктивного животноводства.— «Труды Науч.-исслед. ин-та с.-х. Крайн. Севера», т. 2. Норильск.
Дыдина Р. А., 1961. Обь-Иртышские луга в пределах Ханты-Мансийского округа.— «Труды Науч.-исслед. ин-та с.-х. Крайн. Севера», т. 10. Норильск.
Дьяков Ю. В., 1959а. Влияние весеннего гидрологического режима на бобровую колонию Хоперского заповедника.— «Труды Хоперского заповедника», вып. 3. Воронеж.
Дьяков Ю. В., 1959б. К вопросу о влиянии зимних паводков на речных бобров.— «Труды Хоперского заповедника», вып. 3. Воронеж.
Егоров В. В., 1959. Почвообразование и условия проведения оросительных мелиораций в дельтах Арало-Каспийской низменности. М., Изд-во АН СССР.
Еленевский Р. А., 1927. Поймы крупных рек по данным экспедиции по изучению поймы.— В кн.: Труды совещания геоботаников-луговедов. Вып. 1. Дмитров.
Еленевский Р. А., 1928. Некоторые данные о пойме р. Белой.— «Хозяйство Башкирии», № 4-5. Уфа.
Еленевский Р. А., 1936а. Вопросы изучения и освоения поймы. М., Изд-во ВАСХНИЛ.
Еленевский Р. А., 1936б. Пойма р. Оки в пределах Московской области.— «Учен. зап. Горьк. ун-та», вып. 5.
Еленевские Р. А. и Е. В., 1927. Тетеревская пойма на фоне Днепровско-Припятьского пойменного ландшафта.— «Труды Гос. Лугового ин-та им. В. Р. Вильямса и Полесской обл. опытной станции им. Засухина». Отд. полеводства, вып. 14/28. Киев.
Елизарьева М. Ф., 1951. Луговая растительность Томской области как кормовая база животноводства.— «Труды Том. гос. ун-та», т. 114.
Елизарьева М. Ф., 1966. Луговая растительность.— В кн.: Природные ресурсы Томской области. Томск.
Ефименко П. П., 1938. Первобытное общество.— В кн.: Очерки по истории палеолитического времени. Изд. 2-е. Л.
Жадин В. И., 1950. Жизнь в реках.— В кн.: Жизнь пресных вод СССР. Т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР.
Жадин В. И., 1967. Биопотамология и ее становление в СССР.— «Зоол. ж.», т. 46, вып. 10.
Жданов А. П., 1962. К заселению бобром водоемов системы р. Васюгана.— В кн.: Проблемы зоологических исследований в Сибири (Матер. 2-го совещ. зоологов Сибири). Горно-Алтайск.
Жданов А. П., 1969. Распространение речного бобра.— В кн.: Биологическое районирование Новосибирской области. Новосибирск, «Наука».
Житков Б. М., 1900. Очерки природы Среднего Поволжья, поймы р. Алатыря.— «Естествознание и география», № 9.
Жулова П. П., 1962. Растительность поймы Клязьмы.— В кн.: Пойменные почвы Русской равнины. М., Изд-во МГУ.
Жуков П. И., 1966. Пути проникновения понто-каспийской ихтиофауны в реки бассейна Балтийского моря.— В кн.: Четвертая межвуз. зоол. конф. Одесса.
Зайков Б. Д., 1954. Высокие половодья и паводки на реках СССР за историческое время. Л., Гидрометеоиздат.
Зарубин А. М., 1966. Степные явления в пойме р. Онон.— «Изв. Сиб. отд. АН СССР», № 8. Сер. биол.-мед. наук, вып. 2.
Зарубин С. И., 1970. Флора и травянистая растительность поймы р. Чепцы. Автореф. канд. дисс. Казань.

Зархи Г. И., 1925. Малярия в Нарымском крае.—«Русск. ж. тропической медицины», т. 3, вып. 1—2.
Зархи Г. И., 1929. Туляремия в Обдорском районе в 1928 г.—«Микробиол. ж.», т. 8, вып. 3.
Зверева О. С., 1948. О водоемах поймы.—«Природа», № 7.
Зеленько О. В., 1968. Принципы установления вариантов поемности в пойменных лесах Восточного Предкавказья.—«Лесоведение», № 5.
Земцов А. А., 1966. Географическое положение и рельеф.— В кн.: Природные ресурсы Томской области. Томск.
Зоз И. Г., 1956. Биологические типы речнодолинного растительного комплекса р. Донца.—«Бот. ж.», т. 41, № 8.
Золотаренко Г. С., Коршунов Ю. П., 1963. О фауне и биотопическом размещении чешуекрылых Среднего Приобья.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.
Зольников В. Г., 1959. О развитии закона зональности природы (к 60-летию открытия В. В. Докучаевым закона зональности природы).—«Науч. докл. высш. школы». Биол. науки, № 4.
Зыков К. Д., Карташев Н. Н., 1960. Значение мышевидных грызунов и мелких насекомоядных в формировании очагов лугового клеща в пойме р. Оки.—«Труды Окского гос. заповедника», вып. 3. Вологда.
Зырин Н. Г., Богословская Е. И., 1962. Сезонные изменения в составе и свойствах пойменных почв р. Клязьмы.— В кн.: Пойменные почвы Русской равнины. М., Изд-во МГУ.
Иванов В. В., 1953. К изучению лесорастительных условий долины р. Урал и прилежащих территорий.—«Географический сборник», вып. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР.
Иванов Ф. В., 1966. Современное состояние численности ондатры в Рязанской области.—«Науч. докл. высш. школы». Биол. науки, № 3.
Иванцова Р. П., Кривенко А. И., Кучкина А. С., Тиеф Н. Ю., Шипицына Н. К., 1950. Режим половодья в низовьях р. Самарки и его анофелогенное значение.—«Мед. паразитология и паразитарные болезни», т. 19, № 2.
Игошина К. Н., 1928. Материалы к экологии и растительности двух участков Камской поймы.—«Труды Биол. науч.-исслед. ин-та и Биол. станции при Пермском гос. ун-те», т. 1, вып. 2-3, Пермь.
Иголкин Н. И., 1960. Зоопаразитологические наблюдения в арвиколярном типе очага туляремии поймы р. Оби.—«Труды Том. науч.-исслед. ин-та вакцин и сывороток», т. 11.
Изосимов В. В., 1954. О дождевых червях поймы р. Волги на территории ТАССР.—«Труды Казан. филиала АН СССР». Сер. биол. наук, вып. 3.
Иллпчевский С. О., 1926. Зональное распределение растительности в окрестностях г. Полтавы.—«Ж. Русск. Бот. о-ва»., т. 2, вып. 3-4.
Иоганзен Б. Г., 1972. Зональное и биотопическое распределение рыб в долине Оби.— В кн.: Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск, «Наука».
Иоганзен Б. Г., 1963. Природа поймы Оби.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.
Иоганзен Б. Г., Петкевич А. Н., Марусенко Я. И., 1958 Пойма Средней Оби и возможности улучшения ее рыбохозяйственного использования.—«Изв. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та рыбного хозяйства», т. 44.
Исаев Л. М., 1925. О некоторых особенностях эпидемиологии малярии и противомалярийной борьбы в Туркестане.—«Гигиена и эпидемиология», № 3.
Исаков Ю. А., 1949а. Краткий очерк фауны млекопитающих и птиц Молого-Шекснинского междуречья до образования водохранилища.—«Труды Дарвинского заповедника на Рыбинском водохранилище», вып. 1. М.
Исаков Ю. А., 1949б. О бешенстве у диких животных, обитающих в районе дельты Волги.—«Исследования по краевой, экспериментальной и описательной паразитологии», т. 6. М.
Исаков Ю. А., 1952. Опыт изучения распространения вида внутри ареала.—«Бюл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 57, вып. 6.

Исаков Ю. А., Распопов М. П., 1949. Материалы по экологии водоплавающих птиц Молого-Шекснинского междуречья до образования водохранилища.—«Труды Дарвинского заповедника на Рыбинском водохранилище», вып. 1. М.

Исаченко А. Г., 1965. Основы ландшафтоведения и физико-географического районирования. М., «Высшая школа».

Ишбулатова Н. Г., 1966. Прирусловые леса и кустарники поймы р. Белой.—«Ботан. ж.», т. 51, № 11.

К изучению животного мира Куйбышевского водохранилища. 1953. (Сб. статей). Казань.

Калесник С. В., 1955. Основы общего землеведения. М., Учпедгиз.

Калецкая М. Л., 1957. Роль режима Рыбинского водохранилища в жизни млекопитающих Дарвинского заповедника.—«Труды Дарвинского гос. заповедника», вып. 4. Вологда.

Карасев И. И., Минина И. П., Рашенский Л. Г., Смелов С. П., Цаценкин И. А., 1941. Сенокосы и пастбища. М.

Карпов С. П., Максимов А. А., Клейтман Е. И., Терновская Ю. Г., Терновский Д. В., 1959. Дальнейшие наблюдения над крысиным типом очага туляремии.—«Труды Томск. науч.-исслед. ин-та вакцин и сывороток», т. 10.

Карташев Н. Н., Теплов В. П., 1958. К вопросу о роли весеннего паводка в экологии водоплавающих птиц.—«Труды Окского гос. заповедника», вып. 2.

Кац Н. Я., 1948. Типы болот СССР и Запада Европы и их географическое распространение. М., Географгиз.

Кербабаев Б. Б., 1967. О признаках лугового характера долины Амударьи.—«Изв. АН ТуркмССР». Сер. биол., № 1.

Киреев А. Ф., 1961а. Пойменные леса на р. Иловле.—«Труды Сталингр. с.-х. ин-та», т. 2, вып. 3.

Киреев А. Ф., 1961б. Типы пойменных лесов Дона между г. Серафимовичем и устьем р. Хопра.—«Труды Сталингр. с.-х. ин-та», т. 2, вып. 3.

Кириков С. В., 1960. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII—XIX вв). Лесная зона и лесотундра. М., Изд-во АН СССР.

Кирьянов Г. И., 1963. Классификация туляремийных очагов Алтая и их ландшафтно-эпидемиологическое районирование.—«Изв. Иркут. науч.-исслед. противочумн. ин-та Сибири и Д. Востока», т. 25. Иркутск.

Клебановский В. А., 1963. О значении водоемов поймы Иртыша в эпидемиологии дифиллоботриоза на севере Омской обл.—«Труды Омск. мед. ин-та», № 37.

Клечковский Э. Р., 1964. Наблюдения за миграциями медведки в условиях необлесенных и облесенных пойм Воронежской области.—«Охрана природы Центральной черноземной полосы», № 5. Воронеж.

Кобякова З. И., 1949. К вопросу о продуктивности пойменных водоемов.—«Учен. зап. Ленингр. ун-та», № 126. Сер. биол. наук, вып. 21.

Ковда В. А., Добровольский Г. В., 1962. Предисловие.— В кн.: Пойменные почвы Русской равнины. М., Изд-во МГУ.

Кожевников А. В., 1951. По тундрам, лесам, степям и пустыням. М.

Козлова Г. И., 1967. Влияние экологических условий на распределение луговых сообществ по пойме низовий р. Юг и на их кормовую ценность.—«Учен. зап. Ленингр. ун-та», № 327. Сер. геогр., вып. 19.

Колесов А. А., 1899. Поемные луга. Харьков.

Конардов С., 1888. Влияние разлива р. Волги на произрастание и возобновление леса.—«Лесной ж.», № 6.

Кондратенко В. Ф., 1965. Экологические факторы очаговости лептоспироза серологической группы *Hebdomadis* в пойме р. Дона.—«Зоол. ж.», т. 44, вып. 9.

Кондратенко В. Ф., 1969а. Структура очагов лептоспироза в пойме Дона.— В кн.: Материалы докл. науч. конф. по лептоспирозам зон Сев. Кавказа и Поволжья. Краснодар.

Кондратенко В. Ф., 1969б. Особенности развития эпизоотии лептоспироза у обыкновенных полевок в пойме Дона по данным наблюдений за мечеными зверьками.—В кн.: Материалы докл. науч. конф. по лептоспирозам зон Сев. Кавказа и Поволжья. Краснодар.

Кондрашкин Г. А., 1948. Основные черты экологии водяной крысы дельты Волги.— В кн.: Труды науч. конф., посвящ. 25-летнему юбилею ин-та «Микроб». Саратов.
Кондрашкин Г. А., 1949. О серых крысах дельты Волги.—«Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 54, вып. 1.
Кондрашкин Г. А., 1955. О дельтовом типе туляремийного очага.— В кн.: Природная очаговость болезней человека и краевая эпидемиология. М., Медгиз.
Кондрашкин Г. А., Кузнецова Л. И., 1957. Сезонные изменения эколого-физиологических особенностей водяной полевки и ее чувствительности к туляремии.—В кн.: Науч. конференции по природной очаговости и эпидемиологии особо опасных инфекционных заболеваний. (Тез. докл.). Саратов.
Кондрашкин Г. А., Кондрашкина К. И., 1963. О современных сукцессиях природного очага туляремии в дельте Волги.— В кн.: Тезисы 3-го Всесоюз. совещ. по зоогеографии суши. Ташкент.
Коноваленко В. Г., 1958. Новые данные к общей характеристике пойменных земель Ханты-Мансийского нац. округа.—«Труды Науч.-исслед. ин-та с.-х. Крайн. Севера», т. 6. Тюмень.
Константинов А. С., 1967. Общая гидробиология. М., «Высшая школа».
Коржинский С. И., 1882. Очерк флоры окрестностей г. Астрахани.—«Труды Общества Естествоиспытателей при Императорском Казанском Университете», т. 10, вып. 6. Казань.
Коржинский С. И., 1884. Предварительный отчет о ботанической экскурсии в дельту р. Волги.—«Труды Общества Естествоиспытателей при Императорском Казанском Университете», т. 13, вып. 4. Казань.
Коржинский С. И., 1888. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении.—«Труды Общества Естествоиспытателей при Императорском Казанском Университете», т. 18, вып. 5. Казань.
Корнева К. Т., 1958. К сезонному ходу численности мокрецов *Culicoides pulicaris* L. и *Culicoides fascipennis* Staeg. в условиях пойменных биотопов Воронежской области.—«Мед. паразитология и паразитарные болезни», т. 27, № 1.
Котелина Н. С., 1967. Динамика луговой растительности долины р. Вычегды. Л., «Наука».
Котов М. И., 1968. Новые адвентивные растения по берегам и в пойме р. Волги.—«Бот. ж.», т. 53, № 8.
Крайнер Н. П., 1958. Предшественники В. В. Докучаева об образовании речных долин.—«Учен. зап. Ярослав. пед. ин-та им. К. Д. Ушинского», вып. 20 (30), геогр.
Крайнер Н. П., 1960. П. А. Кропоткин об образовании речных долин.—«Изв. Всесоюз. геогр. о-ва», т. 92, вып. 5.
Краснова А. М., 1967. О природном очаге токсоплазмоза пойменного типа в среднем течении р. Хопра.—«Зоол. ж.», т. 46, вып. 9.
Красовский В. П., 1953. Искусственные убежища для выхухоли и бобров на период паводка.—В кн.: Преобразование фауны позвоночных нашей страны (Биотехнич. мероприятия). М.
Крафт В. А., 1965. Размножение водяных полевок (*Arvicola terrestris* L.) и факторы, регулирующие их численность в пойме р. Ишим.—«Зоол. ж.», т. 44, вып. 1.
Крашенинников И. М., 1922. Цикл развития растительности долин степных зон Евразии.—«Изв. Геогр. ин-та», вып. 3. Пг.
Кривоносов К. И., 1949. К фауне переносчиков туляремии в низовьях р. Дон.—«Рефераты работ Ростовского-на-Дону науч.-иссл. противочумн. ин-та», т.8.
Кривоносов Г. А., 1963а. Современное состояние численности лебедя-шипуна (*Cygnus olor gm.*) в дельте Волги и меры по охране его гнездовий.—«Труды Астрахан. заповедника», вып. 8.
Кривоносов Г. А., 1963б. Очерки экологии и географического распределения хищных птиц дельты Волги.—«Труды Астрахан. заповедника», вып. 8.
Кришталь О. П., 1936. Аналiз ентомофауни грунтi в долини Днiпра.—«Науковi записки Київськ д ерж. ун-ту». Нова серiя, т. 2, вип. 2, биол.

Кришталь О. П., 1954. Основные вопросы динамики энтомофауны в условиях долины Среднего Днепра.— В кн.: Тезисы докл. 3-й экологической конференции. Киев.

Кришталь О. П., 1955. К изучению динамики энтомофауны почв и подстилки в связи с половодьем в условиях долины среднего течения р. Днепра.— «Зоол. ж.», т. 34, вып. 1.

Крыжановская В. В., 1963. Грызуны поймы Оби, их эпидемиологическое и хозяйственное значение.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.

Крылов Г. В., 1961. Леса Западной Сибири. М., Изд-во АН СССР.

Крылов Г. В., 1963. Леса поймы р. Оби и вопросы лесного хозяйства.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.

Крымская Э. Н., Ходько Л. П., 1967. Вирусологические исследования иксодовых клещей в разных биотопах очага клещевого энцефалита речной поймы.— В кн.: Вопросы инфекционных заболеваний и производства вакцинно-сывороточных препаратов. Хабаровск.

Кузнецов Б. А., 1950. Очерк зоогеографического районирования СССР. М.

Кузнецов Б. А., 1967. Биотехнические мероприятия в охотничьем хозяйстве. М., «Экономика».

Кузякин А. П., 1954. Задачи зоологов и зоогеографов в связи с решениями сентябрьского пленума ЦК КПСС.—«Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 59, вып. 3.

Кузякин А. П., 1962. Зоогеография СССР.—«Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской», т. 61, биогеогр., вып. 1.

Кузякин А. П., 1963. Биологические основы дератизации.—«Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской», т. 124, зоол., вып. 6.

Куклина Т. Е., 1960. Клещи надсемейства *Ixodoidea* долины р. Ангрен.— «Узб. биол. ж.», № 4.

Куксн М. С., Левадная Г. Д., 1963. Водоросли пойменных водоемов Верхней Оби.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.

Кулик И. Л., Никитина Н. А., 1960. Фауна мелких млекопитающих лесной зоны Коми АССР.—«Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 65, вып. 6.

Кулик И. Л., Никитина Н. А., 1961. Сокращение численности грызунов в северной части Волго-Ахтубинской поймы в связи со строительством Волгоградской ГЭС.— В кн.: Первое Всесоюз. совещание по млекопитающим. (Тез. докл.). Ч. 2. М., Изд-во МГУ.

Кумари Э. В., 1969. Аспекты миграции птиц в Северной Европе.— В кн.: Тезисы докл. 5-го симпозиума по изучению роли перелетных птиц в распространении арбовирусов. Новосибирск, «Наука».

Куницкая Н. Т., 1964. Фауна и сезонная численность кровососущих двукрылых поймы Дона.—«Мед. паразитол. и паразитарн. болезни», т. 33, № 2.

Купцова А. Д., Ильина А. Ф., 1952. Весенний паводок и малярия на Астраханском участке водного транспорта.—«Мед. паразитология и паразитарн. болезни», т. 21, № 3.

Кухаренко Ю. В., 1962. Первобытные памятники на территории Полесья.— В кн.: Археология СССР. Свод археологических источников. Вып. Б1-18. М., Изд-во АН СССР.

Кучерук В. В., 1959. Степной фаунистический комплекс млекопитающих и его место в фауне Палеарктики.— В кн.: География населения наземных животных и методы его изучения. М.—Л., Изд-во АН СССР.

Кучерук В. В., Тупикова Н. В., Пантелеев П. А., Елисеев Л. Н., 1958. Краткий очерк экологии водяной крысы в северной части Волго-Ахтубинской поймы.— В кн.: Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии. М., Медгиз.

Лавров Л. С., 1960. Состояние аборигенной колонии бобров в верховьях Енисея и задачи ее охраны.—«Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 65, вып. 5.

Лавров Н. П., 1957. Акклиматизация ондатры в СССР. М.

Лаптев И. П., 1958. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Томск.

Лаптев И. П., 1963. Фауна наземных позвоночных пойм рек бассейна Оби и вопросы охотничьего хозяйства.—«Труды Том. гос. ун-та»,т. 152. Сер.биол.

Ларионов П. Д., 1958. Некоторые данные о северной границе распространения змей по долине р. Лены.—«Учен. зап. Якут. ун-та», вып. 4.
Ларионов П. Д., 1961. Об условиях зимовки гадюк на северной границе их распространения в долине Лены.—«Зоол. ж.», т. 40, вып. 2.
Ласточкин Д. А., 1945. Пути эволюции пойменных водоемов.—«Докл. АН СССР», т. 49, № 3.
Латышев Н. И., 1949. Некоторые паразитологические находки у животных в долине р. Мургаб (Туркмения).—«Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии», т. 4. М.
Левина Ф. Я., 1938. Растительность долины р. Сары-Су в зоне полупустыни.—«Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 47, вып. 4.
Левицкий С. С., 1960. Список высших растений Окского государственного заповедника.—«Труды Окского гос. заповедника», вып. 3. Вологда.
Лейкина Г. А., 1964. К изучению кровососущих двукрылых в нижнем течении Терека и Кумы и их роль в туляремийном очаге.—«Мед. паразитология и паразитарные болезни», т. 33, № 1.
Липаев В. М., Дубовик И. М., Дубовик В. И., Бусоедова Н. М., 1957. Грызуны поймы р. Аргуни.—«Изв. Иркут. науч.-исслед. противочумн. ин-та Сибири и Д. Востока», т. 16. Иркутск.
Личков Б. Л., 1931а. О строении речных долин Украины. Л., Изд-во АН СССР.
Личков Б. Л., 1931б. О древних оледенениях и великих аллювиальных равнинах.—«Зап. Гос. Гидрол. ин-та», т. 4.
Лобанова М. В., 1955. Отношение некоторых древесных пород к затоплению.—«Учен. зап. Казан. гос. ун-та», т. 115, кн. 5, ботан.
Лозинский В. А., 1960. Влияние паводков в лесах на образование очагов чешуекрылых вредителей.—«Зоол. ж.», т. 39, вып. 10.
Лонзингер Г. К., 1961. Предпосылки клещевого энцефалита в Новосибирском городском очаге в «островном» варианте ландшафта долины р. Оби.—«Труды Новосиб. мед. ин-та и Новосиб. областной санитарно-эпидемиологической станции», т. 38.
Лопатин И. К., 1953. Эколого-географический анализ энтомофауны интразональных биотопов степной зоны УССР.—«Сборник биол. факультета Одес. ун-та», № 6.
Лосицкий К. Б., 1955. Осокорники — высокопродуктивные насаждения в поймах рек СССР.—«Бюлл. науч.-техн. информации Всесоюз. ин-та лесоводства и механизации лесного хозяйства», № 1.
Луговодство в поймах рек. 1955. Под ред. С. П. Смелова и Н. С. Конюшкова. М., Сельхозгиз.
Луговой А. Е., 1963. Птицы дельты р. Волги.—«Труды Астрахан. заповедника», вып. 8.
Львов Ю. А., 1963. К характеристике растительности поймы р. Оби.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.
Любская А. Ф., 1955. Приемы ухода за лугами в поймах рек. М.
Лященко П. И., 1939. История народного хозяйства СССР. Т. 1. М.
Макаров И. Ф., 1926. Карта земледелия СССР. Л.
Максимов А. А., 1945. О миграции песца на севере европейской части СССР.—«Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 50, вып. 5-6.
Максимов А. А., 1946. О пойменном или трансмиссивном типе туляремийного очага.—«Мед. паразитология и паразитарные болезни», т. 15, № 6.
Максимов А. А., 1947а. Основные типы туляремийных очагов, их характеристика и географическое распространение в РСФСР.—«Докл. АН СССР», т. 57, № 5.
Максимов А. А., 1947б. О двух фаунистических комплексах в биоценозе тундры.—«Рефераты науч.-исслед. работ за 1945 г.». (Отделение биол. наук АН СССР). М.
Максимов А. А., 1947в. О кормовых связях в биоценозе тундры.—«Рефераты науч.-исслед. работ за 1945 г.». (Отделение биол. наук АН СССР). М.
Максимов А. А., 1948. К истории заболеваемости туляремией в СССР.—«Ж. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии», № 1.
Максимов А. А., 1950. Об исторических факторах в развитии туляремии и

туляремийных очагов.—«Ж. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии», № 6.
Максимов А. А., 1956. О ландшафтно-географических особенностях в динамике численности водяной крысы в Зап. Сибири.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 142. Сер. биол.
Максимов А. А., 1958. Гидрологический режим водоемов и прогнозы трансмиссивных вспышек туляремии.—«Изв. Новосиб. отд. геогр. о-ва СССР», № 2.
Максимов А. А., 1959а. О кормовых связях в биоценозе тундры. —Труды. Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР, вып. 5, зоол.
Максимов А. А., 1959б. Распределение водяной крысы по зонам и ландшафтам Зап. Сибири.— В кн.: Водяная крыса и борьба с ней в Зап. Сибири. Новосибирск.
Максимов А. А., 1959в. Размножение и изменение численности водяной крысы в различных ландшафтах Зап. Сибири.—В кн.: Водяная крыса и борьба с ней в Зап. Сибири. Новосибирск.
Максимов А. А., 1959г. Фауна млекопитающих в природных очагах туляремии Зап. Сибири и роль водяной крысы как основного эпидемически-опасного вида грызуна в очагах.— В кн.: Водяная крыса и борьба с ней в Зап. Сибири. Новосибирск.
Максимов А. А., 1959д. О биологических особенностях норения песца. «Труды Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР», вып. 5, зоол.
Максимов А. А., 1960. Природные очаги туляремии в СССР. М.—Л., Изд-зо АН СССР.
Максимов А. А., 1963. Опыт зональной характеристики поймы р. Оби по весенне-летним разливам.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.
Максимов А. А., 1964. Сельскохозяйственное преобразование ландшафта и экология вредных грызунов. М.—Л., «Наука».
Максимов А. А., 1972. Географическое районирование речных долин.—В кн.: Географические проблемы Сибири. Новосибирск, «Наука».
Максимов А. А., Мерзлякова Е. П., 1972. Характеристика половодий в пойме Оби.—В кн.: Биологические ресурсы поймы Оби. — Новосибирск, «Наука».
Максимов А. А., Николаев А. С., 1963. Опыт зональной характеристики поймы р. Оби по весенне-летним разливам.—«Изв. Сиб. отд. АН СССР», № 8. Сер. биол.-мед., вып. 2.
Маламусов Х. Т., 1962. Роль речных долин в распространении птиц на территории Кабардино-Балкарской АССР.—«Вестн. Ленингр. ун-та», № 15. Сер. биол., вып. 3.
Марков М. В., 1950. Природные условия развития растительности в пойме.—«Учен. зап. Казан. ун-та», т. 110, кн. 4, биол.
Марков М. В., 1955а. Фитоценоз и его местообитание. Особенности пойменных фитоценозов.—«Учен. зап. Казан. ун-та», т. 115., кн. 1, ботан.
Марков М. В., 1955б. Луговая растительность пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР.—«Учен. зап. Казан. ун-та», т. 115, кн. 1, ботан.
Марков М. В., Беляева В., Попова Н. К., 1955. Растительность водоемов пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР.—«Учен. зап. Казан. ун-та», т. 115, кн. 5, ботан.
Марков М. В., Маркова С. А., 1955. Флора пойм рек Волги и Камы.— «Учен. зап. Казан. ун-та», т. 115, кн. 1, ботан.
Марков М. В., Фирсова М. И., 1955. Древесно-кустарниковая растительность пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР.—«Учен. зап. Казан. ун-та», т. 115, кн. 5, ботан.
Маркова С. А., 1955. Злаки поймы.—«Учен. зап. Казан. ун-та», т. 115, кн.1, ботан.
Маркузе В. К., 1964. Значение рыбоядных птиц в нерестово-выростных хозяйствах дельты Волги.—«Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 69, вып. 3.
Мартино В. Э., 1958. Фауна северной части Балканского полуострова как материал для зонального районирования.— В кн.: Проблемы зоогеографии суши. (Матер. совещ.). Львов.

Мартынова Е. Ф., 1952. Особенности фауны чешуекрылых Южного Приуралья и ее значение для степного лесоразведения.—«Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. 11.
Матвеева В. Г., 1966. Дождевые черви пойменных лугов р. Онеги.— В кн.: Проблемы почвенной зоологии. (Матер. 2-го Всесоюз. совещ. по проблемам почвенной зоологии). М., «Наука».
Материалы по изучению природы Новосибирского водохранилища. 1961. «Труды Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР», вып. 7.
Мелиорация и сельскохозяйственное использование пойменных земель. 1957. Сб. статей. М., Сельхозгиз.
Мизеров Б. В., 1953. К материалам по строению поймы рек Западно-Сибирской равнины.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 124. Сер. геол.
Мильков Ф. Н., 1953. Воздействие рельефа на растительность и животный мир. М., Географгиз.
Мильков Ф. Н., 1960. Словарь-справочник по физической географии. М., Географгиз.
Мильков Ф. Н., 1964. Природные зоны СССР. М., «Мысль».
Миркин Б. М., 1960. К вопросу о генетической связи луговой растительности и почв в условиях поймы р. Белой.—«Почвы Южного Урала и Поволжья», вып. 4. Уфа.
Миркин Б. М., 1963. О степной растительности в пойме р. Белой.—«Ботан. ж.», т. 48, № 7.
Миркин Б. М., 1964а. Пойменная растительность среднего течения Миссури и граница лесов и прерий.—«Ботан. ж.», т. 49, № 6.
Миркин Б. М., 1964б. К биогеоценологической характеристике сенокосов и пастбищ р. Белой.—«Учен. зап. Башк. ун-та». Сер. биол., вып. 19, № 2.
Миркин Б. М., 1967. Вопросы динамики биогеоценозов речных пойм.—«Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы», отд. биол., т. 72, вып. 2.
Миркин Б. М., 1968. Отечественная литература о пойменных лугах за 30 лет.—«Учен. зап. Башк. ун-та», № 4. Сер. биол. наук, вып. 32.
Миркин Б. М., 1969. Принципы геоботанического районирования речных пойм (на примере рек БашкАССР).— В кн.: Проблемы ботаники. Т. 11. Л., «Наука».
Миркин Б. М., Ишбулатова Н. Г., 1967. Некоторые идеи зарубежного поймоведения.—«Ботан. ж.», т. 52, № 4.
Миркин Б. М., Сагитов С. И., Таджитдинов М. Т., Уразбаев Д., 1969. О некоторых чертах сходства и различия тугаев Амударьи и пойменных лесов средней полосы европейской части СССР. «Вестн. Каракалп. филиала УзССР», № 1 (35).
Миронов Н. П., 1959. Изменение ареалов грызунов как фактор становления природных очагов некоторых инфекций на юго-востоке европейской части РСФСР.— В кн.: География населения наземных животных и методы его изучения. М., Изд-во АН СССР.
Миронов Н. П., Павлов А. Н., Пушница Ф. А., Ширанович П. И., 1952. Изменение границы ареала малого суслика в Донских и Ставропольских степях.—«Зоол. ж.», т. 31., вып. 5.
Митарновский В. М., 1948. О роли весенних паводков и метеорологических условий на Нижнем Поволжье в эпидемиологии малярии.—«Мед. паразитология и паразитарные болезни», т. 17, № 2.
Молев Е. В., 1958. Материалы о кровососущих мокрецах рода *Culicoides* речной поймы Владимирской области.—«Зоол. ж.», т. 37, вып. 6.
Монахова В. И., 1946. К вопросу о зональном и незональном ландшафте.—«Вопр. географии», сб. 1. М.
Мончадский А. С., 1956. Летающие кровососущие двукрылые на территории СССР и некоторые закономерности их нападения на человека.—«Энтомол. обозрение», т. 35, № 3.
Мордухай-Болтовский Ф. Д., 1958. Процесс распространения каспийской фауны в современную эпоху.— В кн.: Проблемы зоогеографии суши. (Матер. совещ.). Львов.
Морозов Г. Ф., 1931. Учение о типах насаждений. М., Сельхозгиз.
Морозов И. Р., 1936. Пойменные ивняки и их использование. М.—Л.

Москаленко Б. К., 1956. Влияние многолетних колебаний уровня реки Оби на рост, плодовитость и размножение некоторых рыб.—«Зоол. ж.», т. 35, вып. 5.
Мяло Е. Г., 1960. К экологии прибрежно-водных растений.—«Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 65, вып. 6.
Назаренко Л. Ф., 1966. Зоогеографические особенности авиафауны низовьев крупных рек юга европейской части СССР.— В кн.: Четвертая межвуз. зоогеографическая конференция. Одесса.
Наумов Н. П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.—Л., Изд-во АН СССР.
Наумов Н. П., 1963. Экология животных. Изд. 2-е. М.
Неручев В. В., 1969. О влиянии антропогенного фактора на пролет птиц через пустыни северо-восточного Прикаспия.— В кн.: Тезисы докладов 5-го симпозиума по изучению роли перелетных птиц в распространении арбовирусов. Новосибирск, «Наука».
Неуструев С. С., 1930. Элементы географии почв. М.—Л.
Нефедова И. Н., 1958. Фауна эктопаразитов мелких млекопитающих северной части Волго-Ахтубинской поймы.— В кн.: Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии. М., Медгиз.
Нефедова И. Н., Никитина Н. А., 1958. Экология неполовозрелых фаз клещей *Rhipicephalus rossicus* Jak. et K. Jak. и *Dermacentor marginatus* Sulz в условиях Волго-Ахтубинской поймы.— В кн.: Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии. М., Медгиз.
Нецкий Г. И., 1944. Сезонные изменения численности *Anopheles maculipennis* Mg. в Омске.—«Мед. паразитология и паразитарные болезни», т. 13, № 4.
Нецкий Г. И., 947. Эпидемиологическое значение колебаний численности *Anopheles maculipennis* Mg. в Омске в разные годы.—«Мед. паразитология и паразитарные болезни», т. 16, № 6.
Нецкий Г. И., 1952а. Возможности эпидемиологического прогноза малярии в пойме р. Иртыша.— В кн.: Научная сессия, посвящ. 30-летнему юбилею Омского науч.-исслед. ин-та эпидемиологии и микробиологии. (Тез. докл.). Омск.
Нецкий Г. И., 1952б. К использованию гидрометеорологических и фенологических данных для эпидемиологического прогноза по малярии в условиях поймы р. Иртыша.—«Труды Омского науч.-исслед. ин-та эпидемиологии и микробиологии». Сб. 1. Омск.
Нечаев А. П., 1956. Решающий экологический фактор онтогенетического развития древесных растений в поймах рек Дальнего Востока.—«Бот. ж.», т. 41, № 7.
Никитенко М. Ф., 1964. О путях адаптации и специализации к водному образу жизни у различных млекопитающих.— В кн.: Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск.
Никитина Н. А., Картушин П. А., 1958. Мелкие млекопитающие Волго-Ахтубинской поймы.— В кн.: Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии. М., Медгиз.
Николаев А. С., 1969. Мелкие млекопитающие поймы р. Оби в ландшафтно-географических зонах Западной Сибири.— Автореф. канд. дисс. Новосибирск.
Николаев В. А., 1968. Вопросы комплексного освоения Западной Сибири. Газ. «За науку в Сибири», № 34-40, 27 авг., 3 сент., 10 сент., 17 сент., 21 сент., 1 окт., 8 окт. Новосибирск.
Новицкий В. Я., 1963. Природные и хозяйственные условия гнездилищ азиатской саранчи *Locusta migratoria migratoria* L. (*Orthoptera, Acrididae*) в дельте Амударьи.—«Энтомологическое обозрение», т. 42, № 2.
Номоконов Л. И., 1960а. Закономерности географического распространения и размещения пойменных лугов великих сибирских рек.— В кн.: Научные чтения памяти М. Г. Попова. Новосибирск.
Номоконов Л. И., 1960б. Сравнительный обзор пойменных лугов рек Оби, Енисея, Лены— В кн.: Научные чтения памяти М. Г. Попова. Иркутск.
Нуждин А. В., 1955. Мелиорация и освоение пойменных земель. Воронеж.

Оганов Л. И., Ефимов И. А., 1936. Влияние поймы р. Оки на заболевание малярией в районах Московской области.—«Мед. паразитология и паразитарные болезни», т. 5, № 4.

Олсуфьев Н. Г., 1939. Видовой состав и сезонная динамика численности кровососущих двукрылых в дельте Волги и их возможная роль в эпидемиологии туляремии.—«Зоол. ж.», т. 18., вып. 5.

Олсуфьев Н. Г., Кучерук В. В., Макаров Н. И., Бородин В. П., Петров В. Г., Селянин Е. И., 1958. Основные итоги изучения эпидемиологии и профилактики туляремии в северной части Волго-Ахтубинской поймы в зоне строительства Сталинградского гидроузла.— В кн.: Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии. М., Медгиз.

Олсуфьев Н. Г., Петров В. Г., Хлюстова А. И., 1958. Фауна, распространение и сезонная численность кровососущих двукрылых в северной части Волго-Ахтубинской поймы и в долине Волги в пределах Сталинградской области.— В кн.: Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии. М., Медгиз.

Олсуфьев Н. Г., Кучерук В. В., Бородин В. П., Петров В. Г., Угловой Г. П., Кулик И. Л., Никитина Н. А., Самсонова А. П., Ермолова А. Д., Спицин Н. А., 1963. Об изменении условий существования природного очага туляремии в северной части Волго-Ахтубинской поймы в связи с постройкой Волгоградской ГЭС.—«Ж. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии», № 11.

Опыт освоения пойменных земель. 1965. Сб. статей. М.

Ореховский А. Р., 1962. Рост и развитие белой ивы и осокоря в условиях длительного затопления.— В кн.: Повышение продуктивности лесов и эффективности агролесомелиоративных насаждений. Киев.

Останин В. Е., 1961. Особенности строения и формирования рельефа поймы меандрирующих и разветвленных на рукава рек на примере Иртыша, Северной Двины и Вычегды.—«Вестн. Моск. ун-та». Сер. геогр., № 5.

Очиров Ю. Д., Бондарчук А. С., 1965. К фауне грызунов и блох поймы р. Шилки.— В кн.: Некоторые вопросы климатофизиологии и краевой патологии. Чита.

Павлинский И. И., 1955. Почвы поймы Днестра и их использование в целях реконструкции плодовых насаждений.—«Труды Кишинев. с.-х. ин-та им. М. В. Фрунзе», т. 6.

Павлов Н. В., 1948а. Ботаническая география СССР. Алма-Ата.

Павлов Н. В., 1948б. Ботанико-географическое изучение долины р. Урал.—«Вестн. АН КазССР», № 1 (34).

Пакиж В. И., 1964. Об изменении условий существования грызунов в природном очаге туляремии в пойме среднего течения Иртыша в результате строительства Бухтарминской ГЭС.— В кн.: Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии. Фрунзе.

Палий В. Ф., 1956. Земляные блошки (*Halticinae*, *Chrysomelidae*, *Coleoptera*) пойм рек центрально-черноземной полосы европейской части СССР и предположение об их распространении в связи с орошением земель юго-востока.—«Зоол. ж.», т. 35, вып. 8.

Патраков В. В., 1967. Пойменные луга Оренбургской области и способы их улучшения.— В кн.: Кормовая база отгонного животноводства. М., «Колос».

Пауллер О. Ф., Ельшанский Н. И., Швецова И. В., 1966. Эколого-фаунистический очерк эктопаразитов млекопитающих и птиц в туляремийном очаге в дельте р. Селенги.—«Изв. Иркут. науч.-иссл. противочумн. ин-та Сибири и Д. Востока», т. 26.

Паутов А. И., 1964. Почвы пойм рек Оренбургской области. Автореф. канд. дисс. Пермь.

Пашкевич В. Ю., 1964. Значение биотехнических мероприятий в ондатровых угодьях поймы реки Оби.—«Научно-техническая информация», вып. 10. (Всесоюз. науч.-иссл. ин-т животного сырья и пушнины).

Пашкевич В. Ю., 1969. Ондатра, ее экология и пути рационального использования в пойме Средней Оби. Автореф. канд. дисс. Новосибирск.

Пеньковская Е. Ф., 1960а. Луга в пойме Оби, их продуктивность и хозяйственное использование.—«Сельское хозяйство Сибири», № 3. Омск.
Пеньковская Е. Ф., 1960б. Сезонное развитие и рациональное использование луговой растительности в Колыванской пойме Оби.—«Изв. Сиб. отд. АН СССР», № 2.
Пеньковская Е. Ф., 1961. Луга в поймах рек.— В кн.: Растительные богатства Новосибирской области. Новосибирск.
Пеньковская Е. Ф., 1963а. Растительность поймы р. Оби.—«Труды Центр. Сиб. бот. сада», вып. 6.
Пеньковская Е. Ф., 1963б. Пойменные луга Верхней Оби.— Автореф. канд. дисс. Новосибирск.
Пеньковская Е. Ф., 1963в. Биологические особенности некоторых кормовых растений в условиях поймы Оби и их роль в структуре фитоценозов.— «Труды Центр. Сиб. бот. сада», вып. 6.
Пеньковская Е. Ф., 1972. К характеристике луговой растительности поймы Оби. — В кн.: Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск, «Наука».
Передельский А. А., 1948. Поймы рек как арена, а паводки как фактор эволюционного процесса.—«Изв. АН СССР». Сер. биол., № 6.
Передельский А. А., 1949. Экспериментальное исследование приспособлений насекомых к паводкам.—«Докл. АН СССР», т. 55, № 5.
Передельский А. А., 1950. О существовании специальной Окской инсектофауны.—«Докл. АН СССР», т. 70, № 6.
Петкевич А. Н., 1957. Шлюзование пойменных водоемов как метод повышения их рыбопродуктивности.— В кн.: Тезисы докладов на IX науч. конф. с.-х. ин-та. Новосибирск.
Петкевич А. Н. 1963. Шлюзование пойменных водоемов в целях повышения их рыбопродуктивности.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.
Петренко А. З., 1964. Краткий обзор литературных данных о пойменных лесах среднего течения р. Урал.— В кн.: Материалы по флоре и растительности Сев. Прикаспия. Л.
Петрищева П. А. 1965. О некоторых направлениях изучения географии болезней с природной очаговостью.— В кн.: Методика медико-географических исследований. М.
Петрищева П. А., 1969. 30 лет учения Е. Н. Павловского о природной очаговости болезней человека.—«Мед. паразитология и паразитарные болезни», т. 38, № 4.
Петров В. Г., Михалева В. А., Хлюстова А. И., 1955. К вопросу о видовом составе, распространении и сезонной численности иксодовых клещей на территории поймы реки на юго-востоке СССР.— В кн.: Природная очаговость болезней человека и краевая эпидемиология. М., Медгиз.
Петров В. Г., Михалева В. А., Хлюстова А. И., 1958. Фауна, распространение, численность и некоторые вопросы экологии иксодовых клещей в северной части Волго-Ахтубинской поймы.— В кн.: Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии. М., Медгиз.
Петров П. А., 1963. Зоогеографический обзор млекопитающих Волго-Ахтубинской поймы.— В кн.: Тезисы 3-го Всесоюз. совещ. по зоогеографии суши. Ташкент.
Пилипенко В. Г., 1953. Динамика туляремийных эпизоотий среди водяных крыс и связь их с факторами внешней среды в очаге дельтового типа.—«Сб. науч. работ Приволжской противоэпидемической станции», вып. 1. Астрахань.
Пиотренко Л. А., 1965. Изменение ботанического состава травостоя в пойме р. Днепра под влиянием паводка 1962 г.—«Ботаника», вып. 7. Минск.
Пирожников П. Л., 1962. Экологические исследования на водохранилищах, реках и в эстуарных районах.—«Вопр. экологии», т. 4. Киев.
Плюснин И. И., 1938. Почвы северо-западной части Волго-Ахтубинской поймы.—«Учен. зап. Сарат. ун-та», Сер. геол., т. 1 (14), вып. 2.
Плюснин И. И., 1947. Основные закономерности развития пойм и других элементов речных долин.—«Изв. Куйбыш. с.-х. ин-та», т. 9.
Плюснин И. И., 1949. Пойменные почвы.—«Труды Одес. ун-та», т. 7 (60).

Поздняков Л. К., 1955. Пойменные леса в низовьях Олекмы и особенности их роста.—«Сообщ. Ин-та леса АН СССР», № 4.
Пойменные луга Крайнего Севера, приемы их использования и улучшения. 1961.—«Труды Науч.-исслед. ин-та с.-х. Крайн. Севера», т. 10. Норильск.
Пойменные почвы Русской равнины. 1962.— Сб. статей. Вып. 1. М., Изд-во МГУ.
Пойменные почвы Русской равнины. 1963.— Сб. статей. Вып. 2. М., Изд-во МГУ.
Поймы малых рек Саратовской области, их рациональное использование. 1963. Саратов.
Полынов Б. Б., 1909. Аллювиальные почвы и их место в классификации.— «Почвоведение», № 1.
Попов В. А., 1941. Американская норка и методы ее акклиматизации.—«Труды Центр. лаборатории биологии и охотничьего промысла». М.
Попов В. А., 1953. Основные задачи по освоению и реконструкции фауны наземных позвоночных животных ложа будущего Куйбышевского водохранилища.— В кн.: К изучению животного мира Куйбышевского водохранилища. Казань.
Попов В. А., Попов Ю. К., Приезжев Г. П., Кулаева Т. М., Воронов Н. П., Гаранин В. И., Назарова И. В., Изотова Т. Е., Красовская Л. А., 1954. Результаты изучения животного мира зоны затопления Куйбышевской ГЭС. — «Труды Казан. филиала АН СССР». Сер. биол. наук, вып. 3.
Попов В. В., 1952. Фауна пчелиных и ее распределение в средней части трассы Государственной лесной полосы гора Вишневая — Каспийское море.— «Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. 11.
Попов Ю. К., 1953. Перспективы хозяйственного использования енотовидной собаки в связи со строительством Куйбышевской плотины.— В кн.: К изучению животного мира Куйбышевского водохранилища. Казань.
Попов Ю. К., 1960. Материалы по орнитофауне долин рек Вотки, Воткинского пруда и низовьев реки Сивы.—«Материалы науч. конф. Ижевск. с.-х. ин-та», вып. 7, зоол. Ижевск.
Попова Т. Г., Сафонова Т. А., 1961. О распространении эвгленовых водорослей в водоемах поймы среднего течения р. Оби и прилегающих участков тайги.—«Труды Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР», вып. 7.
Поярков В. С., 1953. Комплекс биотехнических мероприятий по повышению производительности бобровых угодий в Воронежском заповеднике.— В кн.: Преобразование фауны позвоночных нашей страны. (Биотехн. мероприятия). М.
Прасолов Л. И., Соколов Н. Н., 1927. Почва поймы в районе р. Волхова и оз. Ильменя.—«Материалы по исследованию р. Волхова и его бассейна», вып. 16. Л.
Приезжев Г. П., 1953. Материалы по орнитофауне зоны затопления Куйбышевского водохранилища. Казань.
Прижуков Ф. Б., 1962. Опыт оценки растительности поймы р. Луги по экологическим таблицам Л. Г. Раменского.—«Бот. ж.», т. 47, № 1.
Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение. 1963.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.
Пробатова Н. С., 1969. Приспособление горца *Polygonum modosum* Pers. к затоплению в условиях Амурской поймы.—«Бот. ж.», т. 54, № 5.
Прокопенко Л. И., 1945. Анализ причин тяжелой эпидемии малярии в 1942 г. в Ургутском районе Самаркандской области и система мероприятий по предупреждению заболеваемости малярией в 1943 г.—«Мед. паразитология и паразитарные болезни», т. 14, № 3.
Пронин Н. М., 1961. Кокцидиофауна некоторых видов птиц долины р. Баргузин.—«Учен. зап. Бурят. пед. ин-та», вып. 24, биол. Улан-Удэ.
Пугачев П. Г., 1964. Заметки о распространении и некоторых особенностях вяза гладкого в пойме среднего течения р. Урала.— В кн.: Материалы по флоре и растительности Сев. Прикаспия. Л.
Работнов Т. А., 1950. Советское луговедение.—«Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 55, вып. 1.
Работнов Т. А., 1957. Основные виды изменчивости луговой растительности.— «Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 62, вып. 5.

Работнов Т. А., 1965. О динамичности структуры полидоминантных луговых ценозов.—«Бот. ж.», т 50, № 10.
Работнов Т. А., Крылова Н. П., 1963. Влияние удобрений на бобовые в травостое краткопоемного луга.—«Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 68, вып. 6.
Раменский Л. Г., 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз.
Рашина М. Г., Полумордвинов А. Д., 1953. Малярия и борьба с ней в условиях гидростроительства. М., Медгиз.
Ревердатто В. В., Крылов Г. В., 1964. О некоторых принципиальных и дискуссионных вопросах изучения растительного покрова Сибири и Дальнего Востока.—«Изв. Сиб. отд. АН СССР», № 12. Сер. биол.-мед. наук, вып. 3.
Реймерс Н. Ф., 1966. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М.—Л., «Наука».
Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А., 1963. Насекомоядные и грызуны Верхней Лены. Иркутск.
Реймов Р., 1962. К вопросу размножения ондатры в дельте Аму-Дарьи.—«Вестн. Каракалп. филиала АН УзССР», № 2 (8).
Рихтер Г. Д., 1965. Зональность и система таксономических единиц физико-географического районирования.—«Изв. АН СССР». Сер. геогр., № 5.
Родионов М. А., 1969. Обзор материалов по миграции птиц в Западной Сибири.— В кн.: Тезисы докладов 3-го симпозиума по изучению роли перелетных птиц в распространении арбовирусов. Новосибирск, «Наука».
Родионова А. С., 1959. Лугово-степные элементы в пойме р. Оредеж Ленинградской области.—«Бот. ж.», т. 44, № 12.
Родман Л. С., 1966. Формирование и строение растительного покрова Волго-Ахтубинской поймы.—«Докл. ТСХА», вып. 126.
Родман Л. С., 1967. О некоторых географических границах растительности Волго-Ахтубинской поймы.—«Докл. ТСХА», вып. 131.
Роднянская Э. Е., 1958. Растительность поймы р. Оби в пределах Березовского района.—«Науч. докл. высш. школы». Геол.-геогр. науки, № 4.
Роднянская Э. Е., 1960. Типология пойменных ландшафтов на примере р. Оби.—«Изв. Всесоюз. геогр. о-ва», т. 92, вып. 1.
Роднянская Э. Е., 1961. Методика крупномасштабного ландшафтного картирования пойм больших рек.—«Материалы по физической географии», вып. 1. Л.
Роднянская Э. Е., 1962. Характер взаимосвязи компонентов в пойменном ландшафте.—«Учен. зап. Ленингр. ун-та», № 317. Сер. геогр. наук, вып. 8.
Роднянская Э. Е., 1963а. Соотношение зональных и азональных явлений в пойменном ландшафте (на примере р. Оби).—В кн.: Науч. сессия, посвящ. смотру работ молодых ученых Ленингр. ун-та. (Тез. докл.). Л.
Роднянская Э. Е., 1963б. Типология пойменных ландшафтов на примере р. Оби в пределах таежной зоны. Автореф. канд. дисс. Л.
Романов Г. В., 1957а. Влияние паводка на мелких мышевидных грызунов в дельте р. Волги.— В кн.: Науч. конф. по природной очаговости и эпидемиологии особо опасных инфекционных заболеваний (Тез. докл.). Саратов.
Романов Г. В., 1957б. Влияние паводка на мелких мышевидных грызунов в дельте Волги.—«Зоол. ж.», т. 36, вып. 12.
Романов Г. В., 1957в. О торможении паводком размножения обыкновенной полевки в дельте Волги.— В кн.: Грызуны и борьба с ними. Саратов.
Романов Г. В., Едыкина В. С., 1955. О зависимости между численностью водяных полевок в дельте р. Волги и высотою паводка.— В кн.: Грызуны и борьба с ними. Саратов.
Романова Г. П., 1963. К изучению зоопланктона и зообентоса верхнего течения р. Оби.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.
Ротшильд Е. В., 1969. Значение ландшафтов древних долин и дельт в природных очагах чумы.— В кн.: Проблемы особо опасных инфекций. Саратов.
Ротшильд Е. В., Постников Г. Б., Самарин Е. Г., 1969. Распространение грызунов и особенности природной очаговости чумы в долине Нижнего Урала.—«Зоол. ж.», т. 48, вып. 2.

Рубцов И. А., 1952. Кровососущие мошки поймы. Урала.—«Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. 11.
Руковский Н. Н., 1947. Влияние разливов р. Урал на фауну Гурьевской области.—«Природа», № 3.
Руковский Н. Н., Фомичева Н. И., 1960. К вопросу о взаимоотношении речного бобра и выдры.—«Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 65, вып. 5.
Русанов Ф. Н., 1947. Некоторые особенности среднеазиатских речных долин и их растительность.—«Бюлл. АН УзССР», № 7.
Рустамов А. К., 1945. Биоценотические группировки и географическое районирование птиц поймы Аму-Дарьи.—«Изв. Туркм. филиала АН СССР», № 2.
Рыбинское водохранилище. 1953. Сб. статей. Ч. 1. М.
Савицкий Б. П., Крымская Э. И., 1969. Млекопитающие речной поймы и их роль в очаге клещевого энцефалита.—«Учен. зап. Хабаров. пед. ин-та», № 18. Сер. биол.
Савкина З. П., Тазьба С. М., 1961. Луга низовьев р. Печоры, их использование и улучшение.—«Труды Науч.-исслед. ин-та с. х. Крайн. Севера», т. 10. Норильск.
Сазонова О. Н., 1949. О слепнях (*Tabanidae*) низовьев рек Оби и Иртыша.—«Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии», т. 6. М.
Сазонова О. Н., 1963. Комары пойм рек европейской части СССР.—«Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской», т. 126, зоол., вып. 6.
Салюков П. А., 1961. Улучшение пойменных и лиманных лугов путем подсева бобовых трав.—«Труды Казахст. ин-та кормов и пастбищ», т. 11.
Самойлов И. В., 1952. Устья рек. М., Географгиз.
Самойлов Ю. И., 1966. Некоторые данные по разногодичной изменчивости пойменных лугов р. Мсты.—«Бот. ж.», т. 57, № 7.
Самош В. М., 1962. Экологические условия существования ондатры в плавнях рек Украины.—«Вопр. экологии», т. 6. Киев.
Самсонова А. П., 1958. Об эризипелоиде у мелких млекопитающих в северной части Волго-Ахтубинской поймы.— В кн.: Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии. М., Медгиз.
Санько П. М., 1940. Влияние на древостой продолжительного затопления.—«Лесное хозяйство», № 10.
Сапожников В. В., Никитина Е. В., 1920. Поездка в низовья Оби и Обскую губу в 1919 г.—«Изв. Ин-та исследования Сибири», № 2. Томск.
Сафьянова В. М., Нефедов Д. Д., 1963. Миграция личинок и выплод мошек (*Simuliidae*) в поймах рек.—«Зоол. ж.», т. 42, вып. 5.
Сахарников А. А., 1938. Опыт определения кормовой ценности различных стаций для мелких куньих и лисицы.—«Труды о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те», т. 56, вып. 3-4.
Свешникова Н. П., 1958. Особенности природных очагов лептоспироза I типа (гриппо-тифоза) в Московской области в пойме р. Дубны и смешанного типа I и II (Моняков) в пойме р. Пехорки.—«Ж. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии», № 2.
Свириденко П. А., 1927. Распространение сусликов в Северо-Кавказском крае и некоторые соображения о происхождении фауны предкавказских и калмыцких степей.—«Изв. Сев. Кавказской краевой станции защиты растений», № 3.
Свириденко П. А., 1937. Суслик Большого Кавказа *Citellus musicus* Menet. и происхождение горной степи.—«Зоол. ж.», т. 16, вып. 3.
Сдобников В. М., 1937. Распределение млекопитающих и птиц по типам местообитания в Большеземельской тундре и на Ямале.—«Труды Аркт. науч.-исслед. ин-та», № 92. Л.
Северцов Н. А., 1950. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. Изд. 2-е. М., Изд-во АН СССР.
Семенов-Тян-Шанский В.П., 1910. Город и деревня в Европейской России. СПб.
Сенокосы и пастбища. (Под ред. И. В. Ларина). 1969. Л., «Колос».
Сибирцев Н. М., 1895. Об основаниях генетической классификации почв.—«Записки Ново-Александрийского ин-та сельского хозяйства и лесоводства», т. 9, вып. 2. Варшава.

Скляров В. Я., 1969. К вопросу о природной очаговости сибирской язвы.— В кн.: Материалы 7-й Всесоюз. конф. по природной очаговости болезней и общим вопросам паразитологии животных. Алма-Ата — Самарканд.
Скрябин Н. С., 1950. К вопросу о системе удобрений заливных лугов.— В кн.: Сборник работ Горьковской областной опытной станции животноводства. Вып. 3.
Слепцов М. М., 1947. К биологии уссурийской мыши-малютки.— В кн.: Фауна и экология грызунов. (Матер. по грызунам, вып. 2). М.
Слудский А. А., 1956. Кабан. Алма-Ата.
Сляднев А. П., 1965. Географические основы климатического районирования и опыт их применения на юго-востоке Западно-Сибирской равнины.— В кн.: География Западной Сибири. Сб. 1. Новосибирск.
Сметанин И. С., 1963. Почвы поймы реки Оби.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.
Смиренский А. А., 1952. Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. Вып. 2. М.
Смирин В. М., 1960. Места концентрации клещей *Dermacentor daghestanicus* Ol., в дельте Сырдарьи.—«Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 65, вып. 5.
Смирнов А. В., 1956. Осушение и освоение пойменных земель. М., Сельхозгиз.
Снятков А. А., 1889. Ботанические исследования заливных лугов в долинах Северной Двины и Вычегды. Вологда.
Соболев С. С., 1935. Учение о пойме как основа для изучения геоморфологии речных долин и стратиграфии речных террас.—«Почвоведение», № 5-6.
Соболева-Докучаева И. И., 1960. Насекомые — вредители кукурузы в Окской пойме и разработка мероприятий по борьбе с ними. Автореф. канд. дис. М.
Солнцев Н. А., 1960. История физико-географического районирования европейской части СССР.— В кн.: Физико-географическое районирование СССР. М., Изд-во МГУ.
Соловьева П. П., 1968. Притеречные тугайные леса низменного Дагестана.— «Науч. докл. высш. школы». Биол. науки, № 12.
Соломонов Н. Г., Ларионов Г. П., 1966. Птицы и млекопитающие пойменных биоценозов Средней Лены.— В кн.: Вопросы зоологии. Томск.
Сомов П. В., Романов В. П., Данилова М. И., 1941. Слепни (*Tabanidae*) как переносчики туляремии.— В кн.: Лептоспироз, бруцеллез, туляремия, кишечные инфекции. Ростов-на-Дону.
Спангенберг Е. П., 1949. Авиафауна реки Иловли как источник заселения полезащитных насаждений.—«Зоол. ж.», т. 28, вып. 6.
Спиридонов М. Д., 1926. К вопросу возникновения и эволюции некоторых растительно-почвенных ландшафтов поймы р. Иртыша в пределах степной и лесостепной зон Западной Сибири.— В кн.: Дневник Всесоюз. съезда ботаников. М., Изд-во Сабашниковых.
Спудис В. К., 1966. К вопросу о возможности возникновения очага дифиллоботриоза в связи с образованием Цимлянского водохранилища в пойме р. Дона.—«Мед. паразитология и паразитарные болезни», т. 35, № 4.
Сташевский Е. Д., 1907. Московские уезды по писцовым книгам 16 века. Киев.
Стебаев И. В., Волковинцер В. В., 1964. Животное население почв северной части Барабинской лесостепи и водный режим почв.—«Зоол. ж.», т. 43, вып. 10.
Стебаева С. К., 1966. Экологическая характеристика ногохвосток (*Collembola*), населяющих почвы Северной Барабы.—«Зоол. ж.», т. 45, вып. 8.
Страутман Е. И., 1960. Перспектива изменения ареала ондатры в Казахстане в связи с гидростроительством.— В кн.: Материалы конф. по вопросам зоогеографии суши. (Тез. докл.). Алма-Ата.
Страутман Ф. И., 1953. Роль речных долин в распространении равнинных видов птиц в Советской Карпатии.—«Доповіді та повідомл. Львівськ. ун-та», вып. 4, ч. 2.
Страутман Ф. И., 1957. Речные долины Советских Карпат как пути миграций и кочевок птиц.— В кн.: Труды 2-й Прибалтийской орнитологической конференции. М.

Страутман Ф. И., 1958. Об особенности морфологии и становления ареала птиц горных стран.— В кн.: Проблемы зоогеографии суши. (Матер. совещ.). Львов.
Страутман Ф. И., 1961. Птицы речных долин Карпат, Крыма и Кавказа.— «Доповіді та повідомл. Львівськ. ун-та», вып. 9, ч. 2.
Стриганова Б. Р., 1966. Почвенная фауна поймы Днестра.— В кн.: Проблемы почвенной зоологии. (Матер. 2-го Всесоюз. совещ. по проблемам почвенной зоологии). М., «Наука».
Стриганова Б. Р., 1968. Комплексы почвообитающих беспозвоночных в пойме среднего течения Днестра.—«Зоол. ж.», т. 47, вып. 3.
Строганова А. С., 1954. Млекопитающие степного и полупустынного Заволжья.—«Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. 16.
Суворов С. В., Вольферц А. А., Воронков М. М., 1928а. Чумоподобные лимфадениты в низовьях Волги летом 1926 г.— В кн.: Первое Всесоюз. противочумное совещание. Саратов.
Суворов С. В., Вольферц А. А., Воронков М. М., 1928б. Чумоподобные лимфадениты в районе Астрахани.—«Вестн. микробиологии, эпидемиологии и паразитологии», т. 7, вып. 3. Саратов.
Сукачев В. Н., 1935. О новом роде экотипов у некоторых растений.—«Труды Ленингр. о-ва естествоиспытателей», т. 64, вып. 2.
Сукачев В. Н., 1938. Главнейшие понятия учения о растительном покрове.— В кн.: Растительность СССР. Т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР.
Сукачев В. Н., 1953. О позднепойменных экотипах ив.—«Докл. АН СССР». Новая сер., т. 92, № 3.
Танфильев Г. И., 1902. Полярные пределы дуба в России.—«Изв. Императорского С.-Петерб. Бот. сада», т. 2, вып. 7. СПб.
Танфильев Г. И., 1911. Пределы лесов в полярной России по исследованиям в тундре Тиманских самоедов. Одесса.
Тарасенков Г. Н., 1935. Обско-Иртышская пойма и животноводство.—«Советский Север», № 2. М.
Ташлиев А. О., 1958. Эколого-фаунистический очерк птиц долины Мургаба.— «Труды Ин-та зоологии и паразитологии АН ТуркмССР», № 2.
Телегин В. И., 1963. Долины северных рек как места концентрации и пути проникновения таежных животных на Крайний Север.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.
Терновский Д. В., 1956. Хозяйственное значение, экология и акклиматизация норки (*Lutreola vison* Brisson) на Алтае. Автореф. канд. дисс. Новосибирск.
Терновский Д. В., 1958. Биология и акклиматизация американской норки (*Lutreola vison* Brisson) на Алтае. Новосибирск.
Терновский Д. В., 1972. Речные долины Оби как места обитания хищников из семейства куницеобразных (Mustelidae).—В кн.: Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск, «Наука».
Терских В. И., Тулукова К. И., Свешникова Н. П., 1957. Полевые мыши как источник возбудителя лептоспироза 2 типа (Моняков) в пойменно-речном очаге. — «Ж. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии», № 4.
Тимофеева Л. В., 1949. Влияние строения речных долин на маляриогенную обстановку местности.—«Мед. паразитология и паразитарные болезни», т. 18, № 1.
Тимофеева Л. В., 1954. Зависимость анофелогенности водохранилищ от характера строения речных долин.— В кн.: Строительство водохранилищ и проблемы малярии. М.
Титова С. Д., 1963. Паразиты рыб водоемов поймы р. Оби.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.
Тихвинский В. И., 1938. О связи между метеорологическими факторами и колебаниями численности некоторых промысловых видов.— В кн.: Работы Волжско-Камской зональной охотничье-промысловой станции. Казань.
Топорков Ф. М., 1936. Материалы по эпидемиологии малярии и организации борьбы с нею в условиях дельты Волги.—«Мед. паразитология и паразитарные болезни», т. 5, № 4.

Тугаринов А. Я., 1941. Пластинчатоклювые.— В кн.: Фауна СССР. Т. 1, вып. 4. М.—Л., Изд-во АН СССР.
Тупикова Н. В., 1959. Опыт картирования густоты заселенности территории водяной крысы по данным районных заготовок.— В кн.: География населения наземных животных и методы его изучения. М.—Л.
Туров И. С., 1958а. Наземные позвоночные речных пойм Волжского бассейна.— «Учен. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В. П. Потемкина», т. 84, вып. 7.
Туров И. С., 1958б. Биологические группы наземных позвоночных обитателей речных пойм.—«Науч. докл. высш. школы». Биол. науки, № 2.
Тюменцев Н. Ф., 1963. О сельскохозяйственном использовании пойменных земель в бассейне р. Оби.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 152. Сер. биол.
Тюрюканов А. Н., Павлова М. П., 1963. О влиянии половодья на развитие луговых растений.—В кн.: Пойменные почвы Русской равнины. М., Изд-во МГУ.
Утробина Н. М., 1958. К фауне щелкунов поймы р. Камы в Татарской АССР.— «Изв. Казан. филиала АН СССР». Сер. биол. наук, № 6.
Утробина Н. М., 1964. Обзор жужелиц Среднего Поволжья.— В кн.: Почвенная фауна Среднего Поволжья. М., «Наука».
Фаткин К. И., 1951. Понятие об аккумулятивно-поемном процессе в плавневых участках поймы.—«Учен. зап. Вологод. пед. ин-та», т. 8, геогр. Вологда.
Фаткин К. И., 1952. О некоторых исходных моментах классификации пойменных ландшафтов равнинных рек.—«Учен. зап. Вологод. пед. ин-та», т. 10, естеств., геогр. Вологда.
Федоренко А. П., 1959. К вопросу о зимовках птиц в районе дельты Дуная.— «Труды 3-й Прибалтийской орнитологической конференции». Вильнюс.
Федоренко А. П., 1966. Зоогеографические особенности района дельты Дуная.— В кн.: Четвертая межвуз. зоогеографическая конференция. (Тез. докл.). Одесса.
Федюшин А. В., 1935. Речной бобр (его история, жизнь и опыты по размножению). М.
Федюшин А. В., 1944. Экология и география клеща *Dermacentor marginatus* Sulz. в вопросах борьбы с пироплазмозом лошадей в Тарском округе.— В кн.: Сборник научных работ Омск. науч.-исслед. ветеринарного ин-та. Омск.
Федюшин А. В., 1960. Клещ *Dermacentor pictus* Herm. (1804) — переносчик очаговых заболеваний человека и домашних животных в условиях Омской области.—«Труды Омск. с.-х. ин-та», т. 40.
Фенюк Б. К., 1958. Вопросы географии природных очагов чумы.— В кн.: Проблемы зоогеографии суши. (Матер. совещ.). Львов.
Фенюк Б. К., Осолинкер Б. Е., Лазаров А. А., Гершкович Н. Д., Зискинд Л. Ю., Зубова М. В., Ковалева Р. В., Лавасидис К. Я., Ласкина А. В., Мищенко Е. Г., Молодовская Э. В., Попов А. В., Постников Г. Б., Прохорова Е. В., Радченко А. Г., Стариков А. Е., Табунина Т. И., 1962. Эпизоотия чумы среди домовых мышей в низовьях р. Урала в 1958—1959 гг.— В кн.: Особо опасные и природноочаговые инфекции. М., Медгиз.
Фетисов А. С., 1953. О млекопитающих долины р. Уды.—«Труды Иркут. ун-та». Сер. биол., № 7.
Фоканов В. А., 1954. Млекопитающие южной части долины р. Урала.—«Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. 16.
Фокин А. Д., 1929. Краткий очерк растительности Вятского края.— В кн.: Вятский край.
Фолитарек С. С., Апенкина Н. Н., 1959. О способности водяной крысы и некоторых других видов мышевидных грызунов и землероек плавать в условиях эксперимента.— В кн.: Водяная крыса и борьба с ней в Зап. Сибири. Новосибирск.
Формозов А. Н., 1934. Хищные птицы и грызуны.—«Зоол. ж.», т. 13, вып. 4.
Формозов А. Н., 1935. Колебания численности промысловых животных. М.
Формозов А. Н., 1946. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. М.

Формозов А. Н., 1947. Очерк экологии мышевидных грызунов, носителей туляремии. М.
Формозов А. Н., 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930—1940 гг.— В кн.: Фауна и экология грызунов. М.
Формозов А. Н., 1964. Равнинность Западной Сибири и связанные с ней особенности животного мира.— В кн.: Развитие и преобразование географической среды. М., «Наука».
Фурсаев А. Д., 1931. О сосне на островах нижней Волги.—«Природа и социалистическое хозяйство», № 6-8.
Фурсаев А. Д., 1934. О географической зональности в распределении флоры и растительности поймы нижней Волги.—«Учен. зап. Сарат. ун-та», т. 11, вып. 2.
Фурсаев А. Д., 1937. К вопросу видообразования в условиях пойм рек. — «Советская ботаника», № 3. М.—Л., Изд-во АН СССР.
Фурсаев А. Д., 1940. Материалы к вопросу о сукцессиях лесных ассоциаций в дельте Волги.—«Труды Астрах. гос. заповедника», вып. 3.
Харин Н. Н., 1950. К гидробиологической характеристике типов пойменных водоемов нижнего Дона.—«Труды Всесоюз. гидробиол. о-ва», т. 2.
Хатеневер Л. М., 1930. О туляремии. Очаг 1928 г. в Елатминском районе Рязанского округа.—«Гигиена и эпидемиология», № 8-9.
Хитрово О. В., 1957. Влияние затопления весенними полыми водами на повышение продуктивности пойменных лугов (на примере поймы р. Яхромы). Автореф. канд. дисс. М.
Хитрово-Немченко М. Г., 1951. Охрана выхухоли и паводок.—«Охрана природы», № 13.
Ходашова К. С., 1966. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных.— В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М., «Наука».
Холодный Н. Г., 1949. Среди природы и в лаборатории. М.
Хомяков А. И., Фетисова Н. А., Фетисов О. А., 1969. К вопросу о некоторых эпидемиологических закономерностях лептоспирозных заболеваний.— «Ж. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии».
Цаценкин И. А., 1940. Типологический состав естественных сенокосов и пастбищ по природным зонам СССР.—«Вестн. с.-х. науки». Кормодобывание, № 4. М., Сельхозгиз.
Цаценкин И. А., 1956. Растительность и естественные кормовые ресурсы Волго-Ахтубинской поймы в связи с зарегулированием стока Волги.—«Бот. ж.», т. 41, № 3.
Чернов Ю. И., 1966. Краткий очерк животного населения тундровой зоны СССР.— В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М., «Наука».
Чернов Ю. И., 1968. Географическая зональность и животный мир суши.— «Зоол. ж.», т. 47, вып. 8.
Четыркина И. А., 1926. Почвенно-зоологический профиль поймы левого берега р. Камы.—«Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та и Биол. станции при Пермском гос. ун-те», т. 4, вып. 2.
Четыркина И. А., 1952. Саранчевые лесных опушек в долине р. Урала.—«Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. 11.
Шалдыбина Е. С., 1957. Влияние затопления на численность арибатидных клещей.—«Учен. зап. Горьк. пед. ин-та», № 19.
Шанцер Е. В., 1950. Основные закономерности образования и строения аллювия.—«Материалы по четвертичному периоду СССР», т. 2. М.
Шанцер Е. В., 1951. Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения и формирования аллювиальных свит.—«Труды Ин-та геол. наук АН СССР». Сер. геол., вып. 135, № 55.
Шаова Н. Д., 1969. Влияние паводков на паразитофауну рыб бассейна р. Кубани.—«Паразитология», т. 3, № 5.
Шапошников Л. В., Шапошников Ф. Д., 1949. О совместном обитании выхухоли, ондатры и речного бобра.—«Зоол. ж.», т. 28, вып. 4.

Шарлемань Н. В., 1958. К вопросу о значении рек восточных областей Украины как зоогеографических координат.—В кн.: Проблемы зоогеографии суши. (Матер. совещ.). Львов.
Шатас Я. Ф., 1963. Фазан дельты Волги и факторы, определяющие динамику его численности.—«Труды Астрах. гос. заповедника», вып. 8.
Шафер В., 1956. Основы общей географии растений. (Пер. с польского) М.
Шафранов П. А., 1961. О расселении тростника *Phragmites communis* Trin. в дельте Волги и Прикаспийской низменности.— «Труды Астрах. гос. заповедника», вып. 5.
Швецов Ю. Г., 1964. Зоологическая характеристика природного туляремийного очага в дельте р. Селенги. Автореф. канд. дисс. Иркутск.
Швецов Ю. Г., 1967. Хищные млекопитающие дельты р. Селенги и их роль в ондатровом хозяйстве.—«Изв. Иркут. с.-х. ин-та», вып. 25.
Шевченко С. Ф., 1957. Роль иксодовых клещей в природных очагах туляремии в низовьях р. Дон.—«Труды Ростовского-на-Дону науч.-исслед. противочумн. ин-та», № 12.
Шелудякова В. А., 1957. Краткий очерк лугов долины р. Лены в пределах Центральной Якутской равнины.—«Труды Ин-та биологии Якутск. филиала АН СССР», вып. 3.
Шенников А. П., 1913. Аллювиальные луга в долинах рек Сев. Двины и Сухоны в пределах Вологодской губернии.—«Материалы по организации и культуре кормовой площади», вып. 6. СПб.
Шенников А. П., 1914. О возникновении и смене растительных формаций на речных аллювиях.—«Труды Петроградск. о-ва естествоиспытателей», т. 44—45, вып. 3. Отд. бот. СПб.
Шенников А. П., 1919. Луга Симбирской губернии. Вып. 1. Симбирск.
Шенников А. П., 1930. Волжские луга Средневолжской области. Л.
Шенников А. П., 1941. Луговедение. Л., Изд-во Ленингр. ун-та.
Шенников А. П., 1950. Экология растений. М., «Советская наука».
Шенников А. П., 1954. Изучение лугов в СССР.— В кн.: Вопросы ботаники. Вып. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР.
Шенникова М. М., Бобровский Р. В., 1964. Жизнь для науки. (Очерк о жизни и деятельности Александра Петровича Шенникова, 1882—1962). Вологда.
Шилов И. А., 1950. Взаимоотношение бобра, ондатры и выхухоли при совместном обитании.—«Охрана природы», № 10.
Шилов И. А., 1954. Влияние весеннего паводка на движение численности водяных крыс в различных типах пойм.—«Зоол. ж.», т. 33, вып. 6.
Шилов И. А., 1955. Особенности распределения и образ жизни водяных крыс в разных природных условиях.—«Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы». Отд. биол., т. 60, вып. 4.
Шилов М. П., 1969. О связи растительного покрова с развитием сегментов речных пойм.—«Бот. ж.», т. 54, № 3.
Шингарева-Попова Н. С., 1935. Пойменные, осокоревые и ветловые леса. Л., Гослестехиздат.
Шихарбеев Б. В., 1967. К вопросу о северной границе распространения клеща вида *Ixodes persulcatus* P. Sch. в Иркутской области.— В кн.: Материалы науч. конф. Иркутск.
Шраг В. И., 1953. Опыт классификации пойменных почв.—«Почвоведение», № 11.
Шраг В. И., 1954. Пойменные почвы и их сельскохозяйственное использование. М., Изд-во АН СССР.
Штауб А. К., 1966. Воды.— В кн.: Природные ресурсы Томской области. Томск.
Штегман Б. К., 1958. О некоторых чертах сходства в закономерностях распределения у птиц и млекопитающих.— В кн.: Проблемы зоогеографии суши. (Матер. совещ.). Львов.
Штейнберг Д. М., 1954а. Предисловие.—«Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. 16.
Штейнберг Д. М., 1954б. К истории формирования фауны междуречья Волга-Урал.—«Труды Зоол. ин-та АН СССР», т. 16.
Шубаев Л. П., 1966. Опыт географической классификации озер.—«Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та им. А. И. Герцена», т. 289.
Шумилова Л. В., 1960. Основные черты коренного растительного покрова

Сибири и закономерности его географического распределения.—«Труды Том. гос. ун-та», т. 148. Сер. биол.
Шумилова Л. В., 1962. Ботаническая география Сибири. Томск.
Шумков М. А., 1967. Места откладки яиц массовыми видами комаров рода *Aedes* в облесенной пойме Северного Донца и борьба с ними. Новосибирск, «Наука».
Шуровенков Б. Г., 1962. К вопросу о влиянии затопления паводковыми водами и орошения на почвообитающие стадии развития насекомых.—«Вопросы экологии», т. 7. М.
Шурыгина К. И., 1955. Распределение фауны по дну пойменных водоемов в период весенних половодий. «Учен. зап. Кабард. пед. ин-та», вып. 6.
Шустер Т. А., 1930. О «туляремиеподобных» профессиональных заболеваниях в связи с промыслом водяной крысы.—«Сибирский медицинский ж.», № 9-10.
Шухов И. Н., 1928. К вопросу об эпидемиологических заболеваниях в связи с промыслом водяной крысы.—«Омский медицинский ж.», № 1.
Шухов И. Н., 1929. Водяная крыса и эпидемия.—«Охотник и рыбак Сибири», №9.
Щепотьев Н. В., Спицин Н. А., 1965. Опыт картирования размещения и численности вида на границах ареала. Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) в Нижнем Поволжье.—«Зоол. ж.», т. 44, вып. 1.
Щукин И. С., 1960. Общая геоморфология. Т. 1. М., Изд-во МГУ.
Юдин Б. С., 1957. Акклиматизация ондатры в пойменных водоемах верхней Оби.— В кн.: Тезисы докладов на IX науч. конф. с.-х. ин-та. Новосибирск.
Юдин Б. С., 1962. Акклиматизация выхухоли в пойменных водоемах верхней Оби и перспективы ее дальнейшего расселения.— В кн.: Проблемы зоологических исследований в Сибири. Горно-Алтайск.
Юдин Б. С., 1963. Результаты выпуска выхухоли в Томской области и возможности искусственного расширения ее ареала в Западной Сибири.— В кн.: Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата.
Юркевич И. Д., Сидорович Е. А., 1969. Феноформы и экотипы дуба черешчатого и их продуктивность в пойме р. Днепр.—«Лесоведение», № 2.
Яковлев М. Г., 1955. Грызуны природного очага туляремии в дельте Дона.— Автореф. канд. дис. Ростов-на-Дону.
Яковлев М. Г., 1960. Вероятные изменения численности и распределения грызунов дельты Дона под влиянием гидротехнических сооружений.— В кн.: Материалы конф. по вопросам зоогеографии суши. (Тез. докл.). Алма-Ата, Изд-во АН КазССР.
Ярков С. П., 1945. Схема классификации почв пойм.—«Докл. ТСХА», вып. 30.
Ярошенко П. Д., 1953. Основы учения о растительном покрове. Изд. 2-е. М.
Ясинский И. И., 1958. Об улучшении лугов поймы р. Случь.—«Вестн. АН БССР». Сер. биол. наук, № 4.
Allee W. C., 1931. Animal Aggregations. Chicago-Illinois, Univ. Chicago Press.
Amoussouga P., 1966. Principaux vecteurs d'affections transmissibles dans la vallee de l'Oueme.—«Etud. dahom.», № 6-7.
Benson C. W., Stuart I. M., White C. M. N., 1962. The significance of valleys as avian zoogeographical barriers.—«Ann. Cape Prov. Mus.», vol. 2.
Cajander A. K., 1909. Beitrage zur Kenntnis der Vegetation der Alluvionen des nördlichen Eurasiens. III. Die Alluvionen der Tornio und Kemi-Thales. «Acta Soc. Sci. fenn.», т. 37, № 5.
Drew J. V., Shanks R. E., 1965. Landscape relationships of soils and vegetation in the forest-tundra ecotone, upper Firth river valley, Alaska—Canada.— «Ecol. Monorg.», vol. 35, № 3.
Esping I. E., 1956. Myxomeatosen och dess biologiska följder.—«Sver. natur.», t. 47, № 5.
Everitt B. L., 1968. Use of the cottonwood in an investigation of the Recent history of a flood plain.—«Amer. J. Sci.», vol. 266, № 6.
Franz H., Gunhold P., Pschorn-Walcher H., 1959. Die Kleintiergemeinschaften der Anwald böden der Umgebung von Linz und benachbarter Flussgebiete.—«Naturk. Jahrb. Stadt. Linz.» Linz.

Gessner F., 1968. Zur ökologischen Problematik der Überschwemmungswälder des Amazonas.—«Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.», Bd. 53, № 4.
Hoffmann R. A., 1963. Speciation and incidence of Tabanidae (Diptera) in the Mississippi delta.—«Ann. Entomol. Soc. Amer.», vol. 56, № 4.
Illiczevsky S., 1933. The rivers as a factor of plant distribution.—«J. ecol.», vol. 21, № 2.
Kolosvary G., **Homonnay S.**, 1968. Weitere zoologische Beobachtungen im nordlichen Tiszatal.—«Tiscia», t. 3. Szeged.
Rice E. L., 1965. Bottomland forest of northcentral Oklahoma.—«Ecology», vol. 46, № 5.
Shelford V. E., 1954. Some lower Mississippi valley flood plain biotic communities; their age and elevation.—«Ecology», vol. 35, № 2.
Thorp J., **Smith G. D.**, 1949. Higher categories of soil classification: order, suborder, and great soil groups.—«Soil Sci.», vol. 67, № 2.
Turcek E. J., 1957. A Duna melleti ligeterdök madarvilaga, tekintettel gazdasagi jelentösegere.—«Aquila», 1956—1957.
Weaver J. E., 1960. Flood plain vegetation of the central Missouri valley and contact of woodland with prairie.—«Ecol. Monogr.», vol. 30, № 1.
Wieckowski S., 1957. Badania nad dziennymi zmianami w stezeniu chlorofilu w lisciach roslin stanowisk nizinnych i gorskich.—«Acta Soc. Bot. Pol.», Pol», vol. 26, № 4.
Work T. H., **Hurlbut H. S.**, **Taylor R. M.**, 1955. Indigenous wild birds of the Nile delta as potential West Nile virus circulating reservoirs.—«Amer. J. trop. Med. Hyg.», vol. 4, № 5.
Zejda J., 1967. Mortality of a population of Clethrionomys glareolus Schreb. in a bottomland forest in 1964.—«Zool. listy», vol. 16, № 3.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 5
Глава первая. **Народнохозяйственное значение и биологическая изученность речных долин** 7
Глава вторая. **Биоценозы речных долин в системе зональных типов ландшафтов и их видовая структура** 23
Развитие учения о долинах 23
Азональный характер речных долин и их биоценозов 42
Сочетание и оценка значения в речных долинах азональных и зональных явлений 70
Глава третья. **Биологическая продуктивность и разногодичная изменчивость пойменных биоценозов** 81
Продуктивность пойменных биоценозов 81
Влияние разливов на динамику биологической продуктивности речной поймы 94
Влияние разливов на видовую структуру и циклы биоценозов 105
Глава четвертая. **Биогеографические аспекты в изучении речных долин** 118
Речные долины — пути сезонных миграций и кочевок животных 118
Речные долины — пути расселения животных и растений 121
Ленточная структура ареалов у обитателей речных долин 134
Речные долины — биогеографические барьеры 137
Значение речных долин в формировании биоценозов зональных междуречий 140
Глава пятая. **Половодья и паводки как эволюционный фактор в поймах рек** 143
Предварительные замечания 143
Адаптивная эволюция животных в речных поймах 145
Адаптивная эволюция растений в речных поймах 181
Поймы рек как арена видообразования 199
Глава шестая. **Речные долины как очаги инфекционных болезней** 208
Заключение 221
Литература 232

CONTENTS

Preface 5
Chapter 1. **National-Economic Importance and Biological Studies of River Valleys** 7
Chapter 2. **Biocenosis of River Valleys in the System of Zonal Types Landscapes and the Structure of Their Species.** . . . 23
A Study of River Valleys 23
Azonal Character of River Valleys and Their Biocenosis . . . 42
The Combination and Estimation of the Importance of Both Azonatily and Zonality in River Valleys 70
Chapter 3. **Biologial Productivity and Annual Variability of Biocenosis of Flood Plains** 81
Productivity of Flood Plains Biocenosis. 81
The Influence of Floods on the Dynamics of Biological Productivity 94
The Influence of Floods on the Structure of Species and the Cycles of Biocenosis 105
Chapter 4. **Biogeografic Aspects in the Study of River Valleys** 118
River Valleys as Routes of Seasonal Migrations and Wanderings of Animals 118
River Valleys-Dispersal Routes of Animals and Plants . . . 121
The Belt Structure of the Areals of the Inhabitants of River Valleys 134
River Valleys-Biogeografic Barriers 137
The Importance of River Valleys in the Formation of Biocenosis of the Zonal Interriver Spaces 140
Chapter 5. **Floods and High Waters as an evolutional Factor in the flood Plains of Rivers** 143
Preliminary Remarks 143
Adaptive Evolution of Animals in Flood Plains 145
Adaptive Evolution of Plants in Flood Plains 181
Flood Plains of Rivers-Arena of the Formation of Species . . . 199
Chapter 6. **River Valleys as Foci of Natural Infectional Diseases** 208
Conclusion 221
Literature 232

АНАТОЛИЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ МАКСИМОВ

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА БИОЦЕНОЗОВ РЕЧНЫХ ДОЛИН

Ответственный редактор
Анатолий Александрович Передельский

Редактор *В. А. Крещик*
Художественный редактор *В. И. Шумаков*
Технический редактор *Т. К. Овчинникова*
Корректор *И. С. Цитович*

Сдано в набор 2 февраля 1973 г. Подписано в печать 19 декабря 1973 г. МН 17558. Бумага машиномелованная $60\times90^1/_{16}$. 16,25 печ. л., 20,7 уч. изд. л. Заказ № 28н. Тираж 900 экз. Цена 2 р. 20 к.

Издательство «Наука», Сибирское отделение. 630099, Новосибирск, 99 Советская, 18.
4-я типография издательства «Наука». 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.